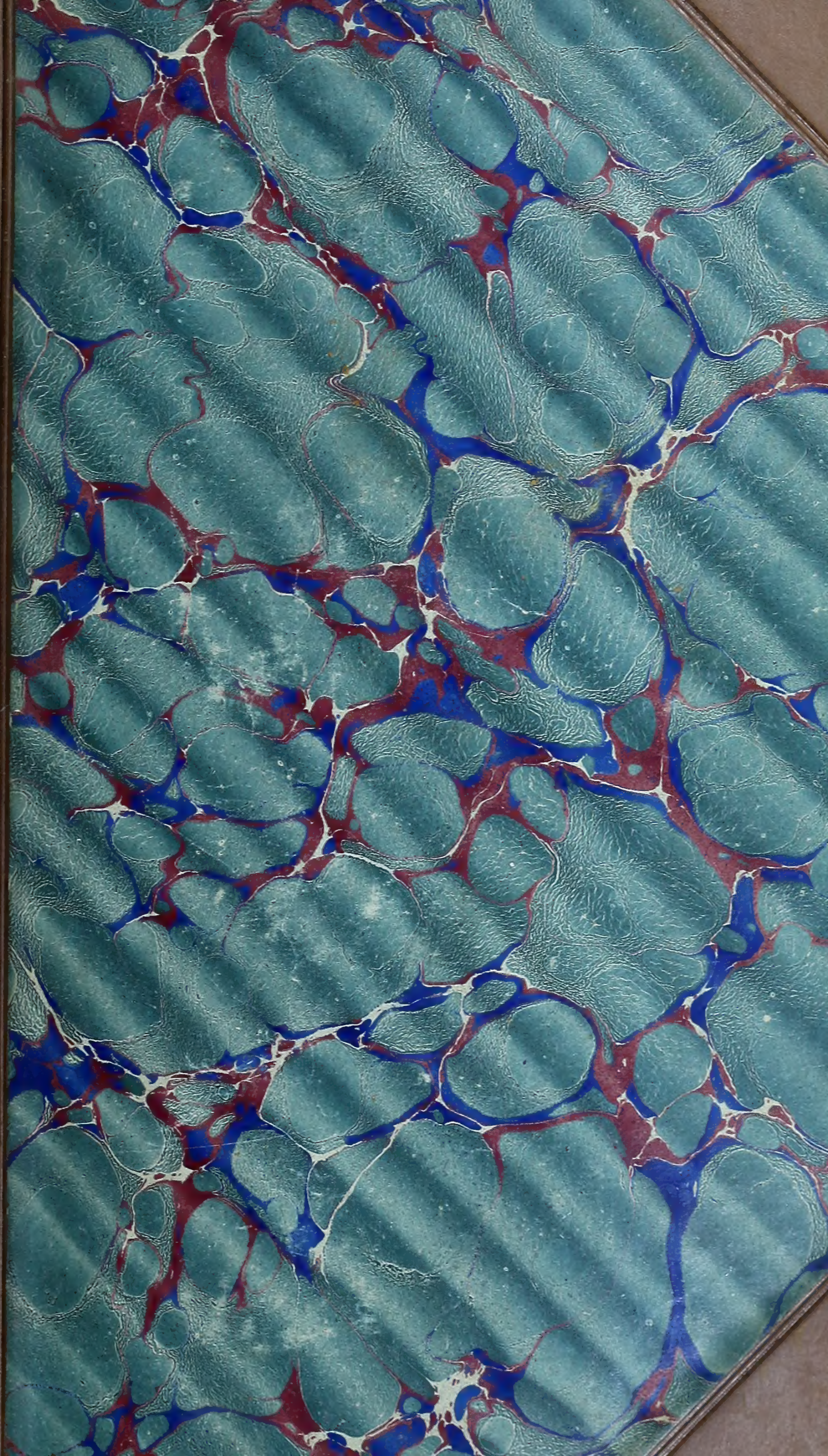


ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Bourloton. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

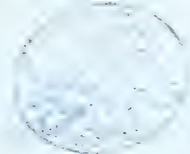
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM



TOME XVII

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon
En face de l'École de médecine
1884



RECHERCHES

SUR

LA STRUCTURE ET LA DIVISION DU NOYAU CELLULAIRE

CHEZ LES VÉGÉTAUX

Par M. Léon GUIGNARD,
Docteur ès sciences, chargé de cours à la Faculté
des Sciences de Lyon (1).

Les mémoires publiés dans ces dernières années sur la formation et la division des cellules ont montré que des phénomènes très complexes se passent dans le noyau et dans le protoplasme au moment de la division, quels que soient les organes examinés chez les végétaux et chez les animaux.

Mais si l'on consulte les travaux les plus récents, tels que ceux de M. Strasburger (2) et de M. Flemming (3), pour ne parler que des plus importants, on remarque des divergences d'opinion assez considérables touchant la marche du phénomène. La discussion porte sur « la division indirecte » du noyau, caractérisée par une succession régulière de stades déterminés et accompagnée de modifications spéciales dans le protoplasme cellulaire environnant. Quant à « la division directe », elle est beaucoup plus simple et consiste, au moins dans la plupart des cas, dans une évolution propre du noyau, indépendante du protoplasme cellulaire.

Les deux savants précités s'efforcent, il est vrai, de ramener à un schéma général les divers cas observés dans les deux règnes ; mais chacun d'eux envisage les faits d'une façon par-

(1) Travail fait au laboratoire de M. le professeur Van Tieghem, au Muséum.

(2) Strasburger, *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung*. Bonn, 1882.

(3) Flemming. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*. Leipzig, 1882.

ticulière et propose une explication différente. Les conclusions de M. Strasburger, qui a surtout étudié la division chez les végétaux, sont rejetées sur des points essentiels par M. Flemming, dont les observations ont porté presque exclusivement sur les animaux.

Ces divergences d'opinion s'expliquent facilement, même de la part d'observateurs très habiles, en raison de la nature de ce genre d'étude et des variations qui doivent nécessairement se rencontrer dans le vaste domaine de la botanique et de la zoologie. L'exactitude des résultats repose d'ailleurs en grande partie sur le choix des méthodes d'observation ; c'est à lui qu'on doit les progrès accomplis depuis quelques années dans l'étude de la cellule.

Tout en confirmant sur plusieurs points dans le présent travail les résultats de M. Strasburger, je suis forcé d'admettre sur d'autres une opinion contraire. J'établirai en même temps cette conclusion, que la division du noyau chez les végétaux et chez les animaux étudiés jusqu'à ce jour offre la plus grande analogie.

Je me suis adressé à des végétaux appartenant à des groupes variés parmi les Monocotylédones et les Dicotylédones. Mais les premières sont de beaucoup les plus favorables à l'observation et c'est à elles qu'on recourra de préférence pour résoudre la question, en choisissant un certain nombre d'exemples. Je donnerai en outre plusieurs figures empruntées à différentes Dicotylédones, afin de montrer l'uniformité et la généralité du phénomène.

Au point de vue où nous devons nous placer, il faut distinguer dans la cellule des éléments de nature chimique différente, dont les uns se colorent par des réactifs déterminés, tandis que les autres ne se colorent pas. Le protoplasme cellulaire ou cytoplasme, qui entoure le noyau, comprend des granulations ou microsomes cellulaires colorables et une substance fondamentale ou hyaloplasme cellulaire, non colorable dans les mêmes conditions. Le protoplasme nucléaire, ou nucléoplasme, est formé de même par des microsomes nu-

cléaires colorables et par un hyaloplasme nucléaire non colorable. Par leur élection spéciale, certains réactifs permettent de différencier nettement les microsomes nucléaires des microsomes cellulaires; les premiers contiennent, en effet, la chromatine, localisée dans le noyau et formée en grande partie, sinon en totalité, de nucléine dont on connaît un certain nombre de réactions spécifiques. On peut, par conséquent, distinguer les éléments constitutifs du noyau de ceux du cytoplasme environnant.

EXPOSÉ DES OBSERVATIONS

Nous examinerons en premier lieu la division du noyau dans les cellules mères du pollen des Monocotylédones, en prenant pour premier exemple, parmi les Liliacées, le *Lilium Martagon* L.

Les cellules mères ont une forme arrondie ou ovoïde au moment où se manifestent les premiers symptômes de la division. Le noyau est volumineux et pourvu d'une membrane délicate qui paraît, à un grossissement suffisant et après coloration, formée de fines granulations accolées. Cette membrane se comporte à l'égard des réactifs de la même façon que les microsomes du cytoplasme entourant le noyau. C'est ainsi qu'elle se colore avec le carmin et l'hématoxyline, tandis que la safranine la rend à peine visible ; avec le vert de méthyle légèrement acidulé, elle offre un double contour et une teinte beaucoup plus prononcée que le cytoplasme. M. Strasburger pense, d'une façon générale, que la membrane du noyau appartient au protoplasme cellulaire et non au noyau lui-même; nous reviendrons plus loin sur cette question.

Le noyau présente une structure filamenteuse délicate; on distingue à un fort grossissement de très nombreux microsomes chromatiques disposés en replis serrés dans toute l'étendue du noyau. Nous pouvons les considérer pour le moment comme formés par de la nucléine, dont les réactions microchi-

miques sont caractéristiques. Le nucléole est excentrique et se colore vivement par les mêmes réactifs (pl. 1, fig. 1).

Dans ce noyau à l'état de repos, on ne parvient pas, même avec l'hématoxyline qui colore à la fois les éléments du cytoplasme et du nucléoplasme, à découvrir s'il existe entre les replis formés par les microsomes nucléaires disposés en filament, des granulations de même nature chimique que celle du cytoplasme; mais à un stade plus avancé, tel que celui de la figure 2, on s'assure facilement qu'il n'en existe pas et que le peloton nucléaire comprend à lui seul toute la substance figurée du noyau, distribuée dans le suc achromatique ou hyaloplasme nucléaire.

Coloré avec l'hématoxyline, le cytoplasme entourant le noyau se montre formé de très fines granulations, qui semblent disposées pour la plupart sous forme d'un réseau d'une grande délicatesse que la safranine colore à peine.

Le noyau ne possède généralement qu'un seul nucléole excentrique, très riche en chromatine, situé au dehors du filament lui-même et accolé à ses replis (fig. 2). On trouve assez souvent un ou plusieurs nucléoles accessoires, beaucoup plus petits.

Quand le peloton se contracte, les microsomes qui le constituent augmentent de volume. Le filament, jusque-là continu, se partage ensuite en segments, dont le nombre est facile à reconnaître à un stade plus avancé; à ce moment, le nucléole est encore intact et vivement colorable (fig. 2). Chacun des segments présente des replis variables; parfois l'une des extrémités s'appuie contre la membrane du noyau, laquelle sépare nettement le corps nucléaire du cytoplasme environnant. Comme la contraction se prononce de plus en plus, les segments se raccourcissent, deviennent plus épais et semblent assez souvent formés de disques juxtaposés; chacun d'eux, se courbant vers le milieu de sa longueur, rapproche ses deux moitiés l'une de l'autre; il se fait peu à peu entre elles un accollement longitudinal (fig. 3). La direction des branches d'un même segment est variable et la soudure longitudinale plus

ou moins régulière. Tantôt elles adhèrent dans toute leur longueur à la membrane nucléaire; tantôt elles ne sont en contact avec elles que par un bout. C'est surtout à ce stade qu'il est facile de constater qu'il n'y a entre les segments chromatiques du noyau aucune substance figurée colorable soit par les réactifs spécifiques de la nucléine, soit par ceux du protoplasme cellulaire. On voit en même temps que la membrane nucléaire existe encore. Quant au nucléole, il se colore de moins en moins par la safranine, l'hématoxyline et les autres réactifs; bientôt il disparaît, et sa substance vient augmenter la richesse et par suite l'épaisseur des segments chromatiques. J'ai déjà fait remarquer, dans des cas analogues (1), que le nucléole perd sa coloration au fur et à mesure qu'on approche de la division; l'hématoxyline, par exemple, qui le colorait d'abord en bleu foncé, ne lui communique plus alors qu'une teinte rougeâtre faible.

La membrane nucléaire ne tarde pas à être résorbée; le cytoplasme pénètre alors vers l'intérieur du noyau et semble repousser les segments chromatiques, dont les branches se sont presque entièrement soudées (fig. 4). Toutefois l'accollement longitudinal peut être encore incomplet, soit au voisinage du point où la courbure a eu lieu, soit à l'extrémité opposée; dans tous les cas, la ligne de soudure reste très facile à voir. Les deux moitiés de chaque segment sont souvent ondulées; leur longueur est moindre qu'à la phase précédente; parfois aussi elles se coudent ensemble, comme dans la figure 5, qui représente les segments doubles ou bâtonnets formés par leur accollement s'écartant déjà les uns des autres au centre de la cellule.

Disposés d'abord sans ordre régulier dans la cellule, les bâtonnets ne tardent pas à s'orienter autour du centre. Ils s'en éloignent en prenant la disposition radiaire indiquée par les figures 6 et 7. Dans la plupart des cellules mères polli-

(1) *Développement de l'anthère et du pollen des Orchidées* (*Ann. des sc. nat. Bot.*, 6e série, t. XIV).

niques du *Lilium Martagon*, on peut constater que l'extrémité de chaque bâtonnet la plus rapprochée du centre correspond au point où s'est opéré la courbure du segment primitif qui a rapproché ses deux branches jusqu'à les souder l'une avec l'autre, et que celle qui regarde la périphérie comprend les deux bouts primitivement libres de ce même segment.

Pendant ce temps apparaissent les fils achromatiques du fuseau nucléaire. Ils sont peu nombreux.

De l'observation d'un certain nombre de noyaux en voie de division, Schmitz (1) a cru pouvoir conclure qu'ils sont formés tantôt par de fines granulations de la substance nucléaire, tantôt par un mélange de ces granulations avec le protoplasme cellulaire. Flemming les fait provenir de la substance achromatique du noyau lui-même, du moins chez le *Spirogyra* qu'il a étudié (2). Pour le moment, qu'il nous suffise de remarquer que dans le *Lilium Martagon*, comme dans les cas dont il sera question plus loin, les fils achromatiques du fuseau se comportent toujours comme les granulations du cytoplasme qui entoure le noyau avant la disparition de la membrane nucléaire.

Les bâtonnets se rendent à l'équateur du fuseau et se placent dans un plan perpendiculaire à son axe; observés par le côté, ils se présentent successivement dans les positions des figures 8 et 9. Leur nombre est remarquablement constant; on en compte douze dans le *L. Martagon* et dans les espèces voisives que j'ai examinées. Dans la figure 7, ils affectent une disposition en couronne, analogue à celle que Flemming a observée dans les cellules de l'épithélium buccal de la Salamandre; mais, chez ce batracien les bâtonnets chromatiques, au lieu d'être droits, ont la forme d'un V dont la pointe est tournée vers le centre, tandis que les deux branches regardent la périphérie; c'est d'ailleurs une disposition très commune dans les cellules animales.

(1) Schmitz, *Sitzber. der niederrh. Gesellsch. f. Natur-und Heilkunde in Bonn*, 1880.

(2) Flemming, *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*, 1882, p. 321.

Ainsi se trouve constituée la plaque nucléaire. C'est un des stades de la division qui se présentent le plus fréquemment aux yeux de l'observateur, sans doute parce que sa durée est la plus grande. Alors même que la soudure ou même la fusion des deux moitiés constitutives de chacun des bâtonnets est très prononcée, on peut reconnaître avec l'objectif à immersion la ligne d'accollement; rarement d'ailleurs cette soudure est complète dans les douze bâtonnets.

On observe bientôt une division de chaque bâtonnet en ses deux moitiés constitutives. Les branches qui s'étaient rapprochées et soudées se séparent l'une de l'autre, en offrant des dispositions variées dont la plus commune est représentée dans la figure 11 ; une autre est indiquée dans la figure 12, vue par le pôle, comme la précédente. Les deux moitiés s'isolent ensuite complétement. Dès lors, le nombre des bâtonnets est doublé : au lieu de douze, on en compte vingt-quatre. Chacune des moitiés entrera dans la formation d'un des noyaux filles.

Si l'on examine les fuseaux nucléaires par le côté, comme dans les figures 10 et 13, on voit que les éléments chromatiques qui résultent du dédoublement longitudinal des bâtonnets de la plaque nucléaire prennent la forme d'U ou de V dont la courbure ou la pointe se dirige vers le pôle. La séparation en deux groupes, incomplète dans la figure 14, est achevée dans la figure 16. Les branches des V sont souvent d'inégale longueur au début; elles représentent alors un crochet ou un hameçon ; parfois même les nouveaux bâtonnets ne forment pas de coude et restent droits. Leur nombre se reconnaît facilement dans chacun des noyaux filles lorsqu'on les observe par le pôle, comme dans la figure 15, vue dans cette direction, mais un peu obliquement. Si l'on fait varier la mise au point dans une direction parallèle à l'axe du fuseau, les deux branches du V ont l'aspect de deux grosses granulations rapprochées l'une de l'autre (fig. 17). Quelquefois on trouve une disposition en couronne régulière, comme celle de la figure 18.

Les branches des bâtonnets dans les noyaux filles ne tardent pas à perdre leur direction rectiligne et à s'incurver dans divers

sens pour se souder les unes aux autres par leurs extrémités libres, de façon à reconstituer un filament continu (fig. 19). Les replis s'écartent ensuite les uns des autres; une membrane délicate apparaît autour des noyaux filles.

Après l'arrivée des bâtonnets aux pôles, les fils achromatiques qui s'étendent entre eux augmentent de nombre, comme on sait, jusqu'à occuper tout l'espace cellulaire (fig. 14, 16, 19). A l'équateur du tonneau se montre la ligne granuleuse qui est l'origine de la cloison de cellulose. Parvenus au stade représenté dans la figure 20, les noyaux filles ont pris une forme arrondie ; ils n'offrent pas de nucléole avant d'entrer en division.

Si nous suivons maintenant la marche du phénomène dans chacun des noyaux filles, nous verrons qu'elle paraît être au premier abord assez différente de celle du noyau mère.

Le filament nucléaire commence par se contracter, en même temps que ses replis s'éloignent les uns des autres et se placent dans la direction de l'axe du fuseau qui se formera un peu plus tard, comme l'indique le noyau de gauche de la figure 21, pl. 2, où le filament est encore continu. Le noyau de droite se présente par le pôle, mais à un stade plus avancé, car la segmentation transversale est achevée. Déjà les branches de chaque segment en forme d'U, tournées vers la périphérie, se rapprochent l'une de l'autre, comme au stade correspondant dans le noyau de la cellule mère ; mais il y a cette différence que la disposition radiale régulière fait toujours défaut et que l'accollement longitudinal des branches est fort incomplet. Le nombre des segments est également d'une douzaine.

La plaque nucléaire ressemble peu à celle du noyau mère. La figure 22 la représente avant le rapprochement de l'extrémité polaire de chaque segment vers la région équatoriale ; c'est un stade moins avancé que celui de droite de la figure 21, vu par le pôle. Dans la figure 23, les branches se sont coupées et incurvées dans divers sens en s'isolant les unes des autres pour constituer les deux moitiés de la plaque, autrement dit les deux nouveaux noyaux.

En se dirigeant vers les pôles, les éléments chromatiques qui étaient plus ou moins incurvés à l'équateur après la division de la plaque nucléaire, se redressent pour la plupart dans la plus grande partie de leur longueur et prennent la forme d'hameçons dont le crochet regarde le pôle. On en trouve douze comme le montre la figure 24, à gauche. Bientôt ils se contractent et prennent l'aspect de granulations disposées en chapelets, qui se soudent par leurs bouts pour former le filament continu des nouveaux noyaux (fig. 25); la membrane nucléaire fait ensuite son apparition.

On voit par là qu'au premier abord la division des noyaux filles diffère assez de celle du noyau mère. Dans ce dernier, les douze segments, provenant de la division du filament, rapprochaient leurs moitiés pour les accoler en un bâtonnet droit; dans les noyaux filles, le filament dirige d'abord ses replis suivant le grand axe du fuseau, avant de se segmenter. Une fois formés, les segments des noyaux filles semblent accrochés pour la plupart les uns aux autres par leur partie recourbée dans la région équatoriale (fig. 22), puis chacun d'eux rétracte son extrémité polaire pour la rapprocher de l'autre, mais la soudure longitudinale n'a pas lieu ou est très-imparfaite. La division se manifestant ensuite dans chaque segment, on en trouve vingt-quatre comme au stade correspondant du noyau mère. Le nombre des éléments qui doivent constituer les noyaux filles se trouve donc en définitive être le même, mais la marche du phénomène paraît en quelque sorte précipitée.

Dans une autre Liliacée appartenant à un genre différent, l'*Allium ursinum* L., la division des cellules mères du pollen diffère principalement de celle du *Lilium Martagon* par le nombre des éléments chromatiques de la plaque nucléaire.

Tout d'abord, le noyau de la cellule mère possède un filament assez mince, formé de granulations accolées, très distinctes et de volume inégal, et un gros nucléole excentrique; sa membrane d'enveloppe est finement granuleuse et ne se colore pas par les réactifs spécifiques de la chromatine (pl. 3,

fig. 68). Le cytoplasme coloré avec l'hématoxyline se montre formé par un réseau très délicat.

Le filament chromatique se coupe après la résorption du nucléole. Les portions ainsi séparées n'ont pas de disposition régulière dans le suc nucléaire (fig. 69). En même temps qu'elles se contractent et s'épaississent, elles rapprochent leurs deux moitiés pour les souder ; la membrane du noyau disparaît et le cytoplasme pénètre alors vers l'intérieur (fig. 70). On peut alors compter très facilement le nombre des bâtonnets irréguliers qui résultent de l'accollement longitudinal qui s'est opéré entre les deux moitiés de chacun des segments primitifs. Ces bâtonnets s'orientent sur le trajet des fils achromatiques du fuseau, dont le nombre est en rapport avec le leur, et se placent dans le plan équatorial (fig. 71).

La division de la plaque nucléaire se fait comme dans le *Lilium*. Les nouveaux éléments chromatiques, provenant du dédoublement longitudinal de ses huit bâtonnets, prennent la forme d'U ou de V en se transportant aux pôles ; plus tard ils se montrent formés de granulations en chapelet et se soudent par leurs extrémités (fig. 72 et 73). Parfois on serait porté à croire qu'après que la soudure a eu lieu, il peut se faire un dédoublement longitudinal du filament reconstitué, car ses replis sont presque aussitôt beaucoup plus minces et plus nombreux et comme rapprochés deux à deux ; mais il est probable que cet aspect est dû simplement à un rapide étirement dans le sens de la longueur. Pendant que le filament s'allonge et se replie en sens divers, les fils achromatiques interposés entre les noyaux filles augmentent de nombre aux dépens du cytoplasme (fig. 74).

Les noyaux filles sont déjà entrés en division dans la figure 75. Celui de gauche, vu par le pôle, montre huit segments en forme d'U orientés autour du centre de la cellule et dont les extrémités libres regardent la périphérie ; dans celui de droite, la segmentation n'est pas achevée. Un stade un peu plus avancé est représenté dans la figure 76, où les deux fuseaux sont situés dans des plans différents. Les branches de chaque V se

rapprochent l'une de l'autre dans la figure 77, observée par le pôle; leurs extrémités libres à la périphérie sont bien visibles dans la figure 78. La soudure des branches est incomplète, quoique plus prononcée qu'au stade correspondant dans le *Lilium*.

Après la séparation des deux moitiés de chacun des éléments de la plaque nucléaire, les nouveaux bâtonnets s'incurvent en se rendant aux pôles, où ils arrivent avec une forme d'U plus ou moins réguliers (fig. 79). Finalement, les quatre noyaux se constituent comme on l'a vu et sont disposés soit en tétraèdre, soit dans le même plan (fig. 80).

Examinons à présent la division dans les cellules mères polliniques d'une Amaryllidée, l'*Alstrœmeria Pelegrina* L.

Le noyau est moins gros que dans les deux cas précédents; il a une forme ovoïde, un nucléole situé entre les replis serrés du filament chromatique; sa membrane d'enveloppe est finement granuleuse (fig. 26). Dans le cytoplasme qui l'entoure, l'hématoxyline permet de reconnaître que les granulations achromatiques forment parfois un réseau extrêmement délicat.

On trouve assez souvent, dans les cellules fixées par l'alcool, des noyaux semblables à celui que représente la figure 27, dans laquelle le filament chromatique contracté s'est retiré de la membrane nucléaire sur la plus grande partie de son étendue, en abandonnant le nucléole qui reste accolé à la membrane. Il est par suite évident que le nucléole n'est pas situé sur le trajet des replis du peloton nucléaire et qu'il peut s'en séparer au moment où se manifestent les premiers indices de la division. La nature du nucléole, dans de tels noyaux, a été mise en doute par Strasburger; nous reviendrons plus loin sur ce point.

Le filament nucléaire se coupe en huit parties; chacune d'elles recourbe et rapproche ses deux moitiés. La figure 28, pl. 2, montre la soudure longitudinale dans plusieurs des segments primitifs et, en outre, un petit nucléole que la safranine colorait faiblement.

Bientôt la membrane nucléaire disparaît; le cytoplasme semble repousser vers le centre de la cellule les huit segments chromatiques. Ceux-ci se contractent et s'épaississent de plus en plus; la soudure longitudinale de leurs branches s'achève (fig. 30). Ils s'orientent ensuite autour du centre sans toutefois présenter une disposition rayonnante régulière comme dans le *Lilium;* l'un d'eux occupe généralement le centre de la cellule, entre les sept autres (fig. 31). Observé par le côté, le fuseau nucléaire montre souvent une plaque semblable à celle de la figure 32. Les éléments qui la constituent sont situés sur le trajet des fils achromatiques auxquels ils adhèrent par une de leurs extrémités élargie, tandis que l'autre est tournée vers la périphérie et plus ou moins arrondie. Les fils du fuseau sont peu nombreux, mais très visibles; les éléments chromatiques semblent guidés par eux dans leur orientation à l'équateur.

Cette plaque nucléaire ressemble beaucoup à celle que Strasburger à décrite dans le *Fritillaria persica* (1). Il figure chacun des éléments chromatiques en forme d'un Y dont les deux jambes sont placées sur le trajet d'un fil achromatique du fuseau et regardent les pôles. Cette disposition se présente aussi dans l'*Alstrœmeria*, mais les jambes de l'Y y sont moins longues et souvent même entièrement soudées.

La division de la plaque nucléaire commence dans la figure 33 ; elle est complète dans la figure 34, où les nouveaux bâtonnets ont la forme d'U à branches plus ou moins égales. Une fois parvenus aux pôles, les branches de l'U se contractent et se rapprochent l'une de l'autre jusqu'à s'accoler latéralement (fig. 35 et 37) ; en sorte que les éléments chromatiques des noyaux filles ont à peu près la même disposition que ceux de la plaque nucléaire du noyau mère ; leur grosseur est moitié moindre, puisqu'ils proviennent du dédoublement de ces derniers. On les compte facilement en les observant par le pôle, autour duquel ils sont orientés (fig. 38).

(1) *Loc. cit.*, p. 14.

Les deux branches accolées ne tardent pas à se séparer; elles s'allongent en même temps et prennent la forme de chapelets (fig. 39 et 40); puis chacune d'elles se soude par le bout à la branche voisine d'un autre U, et le filament des noyaux filles se trouve ainsi formé (fig. 41 et 42).

Pendant ce temps, le nombre des fils achromatiques augmente dans le cytoplasme jusqu'à occuper toute la largeur de la cellule. Une ligne granuleuse se dessine à l'équateur du tonneau, pour former la cloison de cellulose (fig. 42). Le filament du noyau s'allonge; ses replis s'amincissent de plus en plus et se montrent finalement composés de petits microsomes, parmi lesquels il n'apparaît pas de nucléole (fig. 43).

Quand les noyaux filles entrent à leur tour en division, on retrouve la même marche que dans le noyau mère. Les segments chromatiques sont également au nombre de huit; ils se recourbent en hameçon ou en forme d'U, mais leur orientation autour du centre de la cellule précède l'accollement des branches; rarement d'ailleurs l'adhérence de celles-ci est complète dans la plaque nucléaire (fig. 44). En cela elle rappelle ce que nous avons déjà vu dans les noyaux filles du *Lilium* et de l'*Allium*, comparés au noyau mère.

La séparation des deux moitiés de chacun des éléments de la plaque nucléaire se fait par une sorte de traction exercée par les extrémités tournées vers les pôles et à peine recourbées (fig. 45). Souvent elle est tardive et n'a lieu dans quelques-uns qu'après l'arrivée de la plupart des nouveaux bâtonnets aux pôles; c'est ainsi que dans cette dernière figure on voit deux des segments primitifs redressés et encore indivis s'étendre d'un pôle à l'autre. Un stade plus avancé est représenté dans la figure 46; les nouveaux bâtonnets ont encore la forme de crochets ou d'hameçons, dont le nombre ne peut être facilement compté qu'en les examinant par le pôle (fig. 47).

La soudure a lieu presque aussitôt par les extrémités des branches des bâtonnets les plus rapprochées du pôle, puis par celles qui sont tournées vers l'équateur (fig. 48). Le filament

ainsi formé s'allonge en multipliant ses replis, la ligne granuleuse précédant la cloison de cellulose apparaît à l'équateur du tonneau (fig. 48).

En résumé, nous voyons que le processus de la division dans l'*Alstrœmeria* ne diffère pas essentiellement de celui des exemples précédents et que dans cette plante, comme dans les autres, les phénomènes observés dans la division des noyaux filles, tout en n'offrant pas la répétition exacte de ceux qui se passent dans le noyau mère, peuvent néanmoins rentrer dans un schéma commun.

On rencontre des modifications plus importantes chez les Orchidées. Prenons un exemple parmi celles qui, comme le *Neottia nidus avis* Rich,, le *Listera ovata* R. Br., possèdent les noyaux les plus faciles à examiner et dont j'ai eu l'occasion de parler dans un précédent travail (1). Grâce à des moyens d'observation plus perfectionnés, j'ai pu mieux pénétrer les détails de la division.

Les cellules mères du pollen du *Listera* ont un noyau plus petit que celles du *Lilium*. Ce noyau offre un riche réseau filamenteux, un nucléole unique très riche en chromatine, assez gros et situé sur le côté, une membrane enveloppante que le vert de méthyle colore d'une façon assez marquée et que l'hématoxyline montre formée de fines granulations (fig. 50).

Avant de se segmenter, le filament nucléaire se raccourcit en s'épaississant comme à l'ordinaire. Parmi les microsomes qui en constituent les replis, il en est de plus gros situés çà et là sur leur trajet. Le filament forme un peloton plus ou moins serré suivant la partie du noyau qu'on examine (fig. 51). Il se segmente ensuite en seize parties, qui se recourbent en forme d'U ou de V et peuvent adhérer à la membrane du noyau, soit par leurs extrémités rapprochées l'une de l'autre, soit par un autre point (fig. 52). Le nucléole a conservé sa place, son olume et sa coloration intense par les réactifs.

(1) *Développement de l'anthère et du pollen des Orchidées.*

L'hématoxyline ne décèle la présence d'aucune autre granulation colorable que celles qui constituent les segments chromatiques : ceux-ci contiennent donc non seulement toute la chromatine, mais encore toute la substance figurée du protoplasme nucléaire, le nucléole excepté. Il en était de même chez les plantes dont nous avons déjà parlé.

Le nucléole perd peu à peu sa coloration par les réactifs ; il disparaît au même moment que la membrane du noyau. Le cytoplasme pénètre alors entre les segments qui se raccourcissent et se contractent ; quelques-uns ressemblent à un S, d'autres à un hameçon, la plupart à un U fortement épaissi (fig. 53). Ils s'orientent bientôt dans la direction des fils achromatiques du fuseau pour se transporter vers l'équateur et former la plaque nucléaire (fig. 54).

Pendant ce temps, les branches de chaque segment en forme d'U se recourbent en dedans, de manière à former deux crochets disposés en sens inverse qui tendent bientôt à s'éloigner l'un de l'autre, par suite d'un redressement et d'un étirement qui se fait entre eux dans la partie réunissant les deux branches de l'U primitif. C'est ce qu'on remarque dans la figure 55, où la plaque nucléaire paraît déjà scindée en deux moitiés au moment même où les éléments chromatiques arrivent à l'équateur du fuseau. C'est pourquoi j'ai pu dire que la plaque nucléaire semble toujours double.

Bientôt a lieu la rupture du pont qui unissait les deux moitiés de chacune des parties constitutives de la plaque nucléaire. Les deux groupes ainsi séparés comprennent dès lors l'un et l'autre autant d'éléments chromatiques que le noyau possédait auparavant de segments ; ces éléments ont la forme de petits V très épais, qui tournent leurs angles vers le pôle sur le trajet des fils achromatiques du fuseau (fig. 56-57). On retrouve le nombre seize dans chacune des moitiés de la plaque (fig. 58). Le nombre des fils achromatiques est en rapport avec celui des éléments chromatiques.

Arrivées aux pôles, les branches des V s'allongent un peu, puis se soudent par leurs extrémités (fig. 59 et 60). Le fila-

ment des noyaux filles se montre formé de microsomes bien distincts (fig. 61).

Après la formation de la membrane nucléaire, les fils achromatiques augmentent de nombre comme dans les autres cas; mais, ainsi que je l'ai déjà fait connaître (1), il n'apparaît pas de plaque cellulaire entre ces deux noyaux filles, les Orchidées faisant exception sous ce rapport parmi les Monocotylédones; les fils connectifs disparaissent avant les premiers indices de la division des noyaux filles.

La figure 62 représente le début de cette division; le filament est en effet déjà partiellement coupé. La contraction se manifeste; les segments chromatiques épaissis se rassemblent au centre de la cellule après la disparition de la membrane nucléaire suivie de la pénétration du cytoplasme dans l'espace occupé par le noyau (fig. 63). Chaque noyau forme ensuite sa plaque nucléaire à l'équateur des deux fuseaux souvent dirigés à angle droit (fig. 64), assez rarement situés dans le même plan (fig. 65).

Parvenues aux pôles, les deux moitiés de la plaque nucléaire se comportent comme précédemment; leurs éléments s'allongent, se soudent d'abord par leurs bouts les plus voisins du pôle, puis par ceux qui regardent l'équateur (fig. 65, 66 et 67). Après la reconstitution du filament, les fils connectifs formés aux dépens du cytoplasme s'étendent dans tout l'espace interposé entre les quatre noyaux placés aux angles d'un tétraèdre; les plaques cellulaires apparaissent et complètent la formation des quatre cellules de pollen.

D'autres Monocotylédones ont des cellules mères polliniques pourvus de noyaux moins riches en chromatine et où par suite les détails de la division sont moins faciles à saisir. Citons-en seulement quelques exemples.

Dans l'*Agapanthus umbellatus* Lhér., le noyau possède un filament à replis peu serrés et un nucléole relativement gros

(1) *Développement de l'anthère et du pollen*, etc.

(fig. 81). La contraction n'est pas uniforme dans toute sa longueur; de distance en distance, les microsomes nucléaires sont plus agglomérés (fig. 82). Toutefois les segments se forment suivant le mode connu; leurs deux moitiés se rapprochent, s'accollent et se soudent en donnant, non des bâtonnets proprement dits, mais plutôt des amas irréguliers de substance chromatique, formant la plaque nucléaire (fig. 83). Les stades ultérieurs n'offrent rien de particulier à noter.

Dans une Mélanthacée, le *Tricyrtis hirta*, le noyau a une charpente interne semblable à celle du précédent; le nucléole est encore plus volumineux. Les segments présentent des granulations distinctes (fig. 84); le rapprochement de leurs deux moitiés commence avant la disparition du nucléole et de la membrane nucléaire. Ils offrent dans la plaque nucléaire une disposition rayonnante (fig. 85). Après la division de chacun d'eux en deux parties, celles-ci prennent peu à peu la forme de bâtonnets en U se dirigeant vers les pôles (fig. 86); puis le filament se reconstitue dans les noyaux filles par la soudure des extrémités libres, et la membrane nucléaire apparaît (fig. 87).

On voit ainsi que tout en étant moins faciles à suivre dans les détails, en raison de la petitesse des éléments chromatiques, les différentes phases de la division présentent les mêmes caractères que précédemment. Il résulte de mes observations sur d'autres plantes (*Funkia*, *Uropetalum*, *Hemerocallis*, etc.) que les modifications qu'on rencontre sont d'ordre tout à fait secondaire.

M. Tangl (1) avait déjà examiné l'*Hemerocallis fulva* et prétendu que la division des cellules mères en quatre cellules de pollen était simultanée. M. Strasburger a montré le contraire dans son récent travail, et fait connaître en même temps une anomalie assez curieuse qu'il est bon de rappeler ici.

Pendant la formation des noyaux filles, tandis que les deux

(1) Tangl, *Die Kern und Zelltheilung bei der Bildung des Pollens von Hemerocallis fulva* (*Denkschr. der Wien. Acad. d. Wiss.*, 1882).

moitiés de la plaque du noyau mère se rendent aux pôles, un petit nombre des éléments chromatiques de l'une ou de l'autre de ces moitiés peut rester à l'équateur du fuseau et ne pas les suivre dans leur marche normale. Il se forme alors à l'équateur un petit noyau, qui plus tard appartiendra à une cellule distincte quand les cloisons de cellulose se formeront entre lui et les deux noyaux filles normaux. Il est rationnel de rapporter à une anomalie semblable la présence de deux gros noyaux et d'un petit remarquée autrefois par Hofmeister et par d'autres observateurs dans des cas analogues.

Dans les cellules mères polliniques des Dicotylédones, la division se fait comme dans les cas précédents. Mais il est encore plus difficile de la suivre dans les détails; les microsomes chromatiques sont très petits et les segments, après la soudure de leurs moitiés, ressemblent à des granulations. J'en ai pourtant observé toutes les phases dans divers *Campanula* et dans plusieurs Malvacées, Renonculacées, etc., qui, pour la plupart, se rapprochent beaucoup du *Tricyrtis*.

Étudions maintenant la division des noyaux dans l'albumen en voie de formation chez plusieurs Monocotylédones et Dicotylédones. Strasburger en donne plusieurs exemples empruntés aux premières (1). En répétant ses observations, dont l'exactitude est partiellement mise en doute par Flemming, qui se fonde plutôt sur l'analogie qui doit exister à cet égard entre les végétaux et les animaux que sur des recherches personnelles suffisantes, je suis arrivé à une opinion différente, que l'examen de tissus de nature variée n'a fait que confirmer davantage.

Après l'étude de la division dans l'albumen, à l'état de noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire ou de tissu cellulaire, viendra celle des noyaux du sac embryonnaire avant la fécondation et du parenchyme du nucelle, des téguments ovulaires et des parois ovariennes.

En ce qui concerne l'albumen, on peut prendre pour

(1) *Loc. cit.*, p. 41.

exemple n'importe quelle espèce de Lis; mes figures se rapportent au *Lilium Martagon* L.

Le noyau au repos montre un réseau délicat formé par les nombreuses anastomoses d'un filament très fin (fig. 90). Son aspect granuleux est dû évidemment aux nombreux replis du filament; sur leur trajet se trouvent des nucléoles de grosseur inégale, qui paraissent être simplement des microsomes plus volumineux que leurs voisins. On peut croire à l'existence d'un filament unique dans le noyau au repos, car, dès qu'il se contracte, l'œil suit assez facilement dans toute l'étendue du noyau ses replis ininterrompus (fig. 91). On n'aperçoit entre eux aucune substance figurée colorable par un réactif quelconque. La membrane nucléaire est finement granuleuse : elle ne se colore pas autrement que les microsomes du cytoplasme.

Le filament se coupe en segments assez longs, enchevêtrés les uns dans les autres; la membrane nucléaire disparaît (fig. 92).

Bientôt commence l'orientation des segments dans la direction du fuseau futur. Pour cela, chacun d'eux redresse son extrémité tournée vers le pôle; l'inflexion des deux branches vers le centre persiste. Les fils achromatiques du fuseau apparaissent, mais très ténus.

Les segments chromatiques, que nous appelerons aussi bâtonnets, continuent à se raccourcir; leurs bouts tournés vers les pôles restent à peu près droits et parallèles au grand axe du fuseau, tandis que les autres sont compris dans le plan équatorial ou s'en écartent peu. La plaque nucléaire est dès lors définitivement constituée (fig. 94). Le nombre des bâtonnets est le plus souvent de vingt-quatre pour l'ensemble; ils se montrent fréquemment accrochés à l'équateur par leurs extrémités recourbées. Parfois on trouve des plaques nucléaires très larges, comme celle de la figure 95.

Peu de temps après leur orientation, les bâtonnets commencent à s'aplatir en rubans et à présenter des indices d'un dédoublement longitudinal qui s'accentue de plus en plus

(fig. 96, 97). Les extrémités tournées vers les pôles se rapprochent de l'équateur ; les moitiés des bâtonnets se séparent les unes des autres; elles se courbent fortement soit au milieu, de manière à former des V dont l'angle se dirige vers le pôle, soit vers l'un de leurs bouts, ce qui donne alors un crochet dont la courbure regarde aussi le pôle (fig. 98) ; souvent quelques-uns sont en retard sur leurs voisins. Dans les deux groupes, qui représentent dès ce moment les noyaux filles, les bâtonnets sont, selon les cas, plus ou moins serrés les uns contre les autres, ainsi qu'on le voit dans les figures 99 et 100.

Une fois arrivés aux pôles, ils rétractent leurs extrémités en se contournant en tous sens, afin de se souder bout à bout pour constituer un filament continu sous forme de peloton enchevêtré et serré (fig. 101, 102, 103). Peu à peu les replis s'amincissent en s'étendant; çà et là, sur leur trajet, apparaissent des microsomes plus volumineux qui ne sont autre chose que des nucléoles, car entre ceux-ci, tels qu'on les trouve avec une grosseur notable dans la plupart des noyaux, et les microsomes beaucoup plus petits du filament chromatique, il y a tous les passages (fig. 104). Quant aux fils achromatiques du fuseau, leur nombre est proportionnel à celui des bâtonnets.

Si les noyaux qu'on étudie sont encore peu nombreux et assez éloignés les uns des autres sur la paroi du sac embryonnaire, par conséquent avant la formation des cellules de l'albumen, les plaques cellulaires qui se forment à l'équateur du tonneau sont transitoires; c'est le cas de la figure 104, où, entre les deux noyaux filles encore aplatis, s'étendent des fils connectifs fort nombreux, séparés par une plaque cellulaire large et transparente, de chaque côté de laquelle on remarque une accumulation de microsomes du cytoplasme.

Je dois parler ici des observations de M. Strasburger sur la division des noyaux de l'albumen dans le *Fritillaria imperialis*, le *Lilium Martagon* et le *Lilium croceum*. C'est au

sujet de la plaque nucléaire que ce savant a émis une opinion différente de celle que je viens d'exposer.

A part des différences d'ordre tout à fait secondaire, la marche générale de la division de la plaque nucléaire serait la suivante dans ces plantes. Les segments chromatiques ou bâtonnets sont formés, comme on le voit d'ailleurs dans les fig. 94, pl. 4, ou 123, 134, 135, pl. 5, de deux branches de longueur inégale : l'une, plus courte, à l'équateur ; l'autre, plus longue, tournée vers le pôle. Ces branches forment ensemble un crochet J ou un U. Quand la plaque nucléaire se partage en deux moitiés, chaque bâtonnet subit une nouvelle inflexion qui a pour résultat de lui faire prendre d'abord l'aspect d'un S, puis une forme inverse de la première, ſ ou ∩.

Tel est le schéma donné par M. Strasburger. On voit facilement que si les choses se passent réellement de cette façon, les bâtonnets dans chacun des noyaux filles doivent être une fois moins nombreux que dans la plaque nucléaire du noyau mère. Si, au contraire, les bâtonnets de cette plaque se dédoublent longitudinalement, comme je l'admets, chaque noyau fille doit en posséder autant que le noyau mère, mais leur épaisseur sera moitié moindre. Il suffit pour s'en convaincre de se reporter aux fig. 97 et 98, pl. 4, ou 124 et 128, 135 et 138, pl. 5. On reviendra d'ailleurs sur ce point.

La division des noyaux est également très intéressante dans le jeune sac embryonnaire avant la constitution définitive de l'appareil sexuel.

Le noyau de la cellule du nucelle, qui s'agrandit en sac embryonnaire, ou noyau primaire, présente une structure assez différente de celle que nous avons rencontrée dans la plupart de cas. La charpente interne consiste en un véritable réseau composé de petits microsomes chromatiques ; les anastomoses sont très visibles (fig. 105). Dans les mailles du réseau se trouvent plusieurs nucléoles de grosseur inégale ; on en compte fréquemment de six à huit ; quelques-uns sont très volumineux et paraissent avoir une vacuole centrale ; tous sont

riches en chromatine et se colorent d'une façon très intense. A la périphérie, la membrane nucléaire est formée de fines granulations achromatiques, que la safranine colore à peine, mais que l'hématoxyline met bien en évidence.

Quand le noyau entre en division (fig. 106), les anastomoses du réseau disparaissent pour faire place à un filament continu qui s'épaissit par le rapprochement des microsomes. Placées d'abord en file l'un derrière l'autre, ces microsomes se rangent les uns à côté des autres et se fusionnent. En même temps, les nucléoles disparaissent, les plus petits les premiers; souvent ils offrent un aspect granuleux, comme ceux de la fig. 106. J'ai constaté qu'il s'agissait bien là de granulations de substance chromatique et non de vacuoles, comme on en observe parfois dans les nucléoles âgés ou en voie de résorption. Après leur disparition, le filament devenu plus riche en chromatine paraît avoir, aux points où il est au contact de la membrane nucléaire, des microsomes plus volumineux qu'ailleurs (fig. 107); mais nous savons déjà que cet aspect est dû aux replis et aux changements de direction.

Bientôt se produit la segmentation du filament et la disparition de la membrane nucléaire. Le fuseau apparaît avec de nombreux fils achromatiques (fig. 108). Les segments ou bâtonnets s'orientent à l'équateur; la plupart ont la forme d'un V, d'autres celle de crochet ou d'hameçon; ils constituent autour du centre une étoile à nombreux rayons. Dans le fuseau de la figure 108, ils sont manifestement sur le point de subir un dédoublement longitudinal et de se séparer ainsi en deux moitiés destinées chacune à l'un des noyaux filles. On remarque aussi aux deux pôles du fuseau une disposition radiaire des microsomes du cytoplasme, rare chez les végétaux, mais habituelle, comme on sait, chez les animaux. Cette figure offre une grande ressemblance avec celles que Flemming a tirées de ses observations sur les cellules épithéliales de la Salamandre (1). Je regrette de n'avoir pu suivre dans les détails

(1) *Loc. cit.*, pl. III *b*, fig. 39 et suivantes.

toutes les phases de la division du noyau primaire du sac embryonnaire; c'est chose difficile quand il s'agit de cet organe; mais il n'est pas douteux qu'elles ne ressemblent entièrement à celles que nous connaissons déjà.

Les noyaux filles sont séparés par une grande vacuole qui apparaît au centre du sac embryonnaire et les repousse aux deux extrémités. L'un et l'autre entrent ensuite en division, soit simultanément, soit à des moments différents. Le premier cas est normal dans la très grande majorité des plantes, il est représenté dans la figure 109; le second, certainement exceptionnel, se rencontre pourtant très souvent dans le *Lilium candidum* et dans les espèces voisines. Dans la figure 111, le sommet du sac renferme deux fuseaux avec plaques nucléaires complétement divisées, tandis que la base n'en offre qu'un seul, au même stade également, mais dont la richesse en bâtonnets chromatiques est au moins une fois plus grande. Ce dernier est donc resté en retard d'une division sur son congénère d'en haut; on trouve d'ailleurs souvent deux noyaux au repos au sommet, alors qu'au-dessous de la vacuole il n'y en a qu'un dont la grosseur est double. C'est ce dernier noyau qui est représenté dans la figure 110, avec ses nucléoles inégaux et son filament continu; les replis touchent à la membrane nucléaire dans la plus grande partie de leur longueur et offrent une disposition en hélice.

Dans la figure 109, le fuseau situé au sommet du sac embryonnaire est vu par le pôle; ses bâtonnets ont des formes variées, les uns celle de V, les autres celles de crochets plus ou moins accentués; dans l'ensemble, la disposition est rayonnante. Le dédoublement longitudinal n'est pas encore visible. Le fuseau de la base, vu par le côté, possède de nombreux fils achromatiques; sa plaque est plus riche en bâtonnets que celle du fuseau supérieur, de sorte qu'il paraît y avoir eu déjà une inégalité assez marquée entre les deux noyaux.

Dans la figure 111, les bâtonnets ont pour la plupart aux pôles la forme de crochets, l'extrémité la plus rapprochée de l'équateur étant redressée. A un stade plus avancé, ils se

soudent comme à l'ordinaire par leurs bouts pour reformer un filament.

On voit par suite que dans les *Lilium* les phénomènes observés durant la division des noyaux du sac embryonnaire, antérieurement à la fécondation, sont analogues à ceux qui se passent, après la fécondation, dans les noyaux libres ou contenus dans les cellules déjà formées de l'albumen.

J'ai représenté dans la planche 5, figure 112, le noyau primaire du sac embryonnaire d'un *Tradescantia*, dont le filament est déjà coupé en segments, afin de montrer les gros microsomes en forme de disques juxtaposés qui les composent.

D'autres exemples de division, dans l'albumen des Dicotylédones, sont empruntés au *Pedicularis sylvatica*, au *Viola Koppii* et au *Clematis maritima*.

Dans le *Pedicularis*, les cellules ont un noyau pourvu d'un réseau chromatique avec plusieurs nucléoles de faible volume, comme dans la figure 113, ou plus souvent avec un gros nucléole, comme celui de la fig. 114. Le réseau se change en un filament continu, qui se raccourcit progressivement, puis se segmente après la disparition du nucléole (fig. 114, 115, 116). Les segments se rapprochent les uns des autres par suite de la pénétration du cytoplasme dans l'espace occupé d'abord par le noyau, après la disparition de la membrane nucléaire; les microsomes du cytoplasme sont relativement très gros (fig. 117). Les segments ou bâtonnets prennent la forme de V plus ou moins réguliers en s'orientant pour former la plaque nucléaire (fig. 118 et 119); après la division de celle-ci, l'épaisseur des bâtonnets chromatiques, arrivés aux pôles, indique suffisamment qu'il y a eu dédoublement longitudinal (fig. 120).

A peu près semblables sont les figures de division qu'on observe dans le *Viola Koppii*, où les noyaux ont un volume moindre (fig. 144 à 150). On constate également que les fuseaux nucléaires possèdent des fils achromatiques nombreux et serrés.

Dans le *Clematis maritima*, les noyaux endospermiques

libres sur la paroi du sac embryonnaire, peu de temps après la fécondation et avant la formation du tissu cellulaire, tout en étant beaucoup plus petits que ceux du *Lilium* et d'autres Monocotylédones, offrent néanmoins une structure et des dispositions aux différentes phases de la division qui rappellent absolument les premiers.

La figure 151 représente un noyau aussitôt après la disparition de la membrane nucléaire et avant la segmentation du filament. Les segments formés allongent l'une de leurs branches dans la direction du fuseau futur et recourbent l'autre dans la région équatoriale pour former la plaque nucléaire (fig. 152, 153). Ils se dédoublent ensuite longitudinalement en rétractant vers l'équateur leurs bouts tournés vers les pôles; les moitiés s'isolent les unes des autres et s'orientent sous forme de V dont l'angle se dirige vers les pôles (fig. 154, 155 et 156).

Les noyaux filles pourvus de leur membrane d'enveloppe présentent, comme le noyau mère, un réseau délicat avec un ou plusieurs nucléoles riches en chromatine (fig. 157).

Si nous comparons à ces exemples ceux qu'on observe dans le parenchyme des ovules ou des ovaires, nous verrons que le processus de la division est encore le même.

C'est ainsi que l'*Alstrœmeria Pelegrina* ou l'*A. versicolor* offrent des noyaux dont le réseau est formé par des replis nombreux, avec quelques nucléoles assez petits situés sur leur trajet (fig. 121). Le réseau se change en un filament plus épaissi, qui serpente dans toute l'étendue du noyau et adhère de distance en distance à la membrane finement granuleuse. La segmentation a lieu comme à l'ordinaire; la plaque nucléaire se constitue à l'équateur d'un fuseau à fils achromatiques à peine visibles. Les segments ou bâtonnets s'aplatissent en rubans, qui présentent bientôt les indices d'un dédoublement longitudinal (fig. 123, 124). Observée par le pôle, la plaque nucléaire prend successivement l'aspect indiqué par les figures 125, 126 et 127. Dans cette dernière, la séparation des moitiés des bâtonnets est complète. Le fuseau dans son

ensemble passe dès lors par les stades déjà connus (fig. 128, 129 et 130).

Dans le tissu de l'ovaire du Lis, on peut suivre facilement tous les stades de la division. Les noyaux offrent un réseau chromatique à mailles si étroites qu'on croirait avoir sous les yeux des granulations rapprochées et isolées (fig. 131). On n'aperçoit pas de nucléole, mais il est possible que ce corps soit représenté par un ou plusieurs microsomes plus volumineux que leurs voisins; c'est d'ailleurs surtout une question d'âge.

La membrane nucléaire disparaît; le filament pelotonné devenu plus épais se coupe en segments enchevêtrés les uns dans les autres (fig. 132), dont le nombre ne peut être apprécié qu'aux stades ultérieurs, et paraît être souvent de 16. Les segments s'épaississent encore et s'allongent plus ou moins dans le cytoplasme avant de former la plaque nucléaire (fig. 133). Moins nombreux que dans les noyaux de l'albumen, il présentent le même aspect et se comportent de la même façon dans la suite (fig. 134). Déjà quelques-uns se montrent aplatis en rubans dans la figure 135, pour se dédoubler suivant leur longueur dans les figures 136 et 138. Les fils achromatiques du fuseau sont peu visibles, même avec l'hématoxyline. Les figures 137 et 139 représentent la plaque nucléaire vue par le pôle avant et après le dédoublement des segments.

Chaque nouveau bâtonnet ainsi formé, après avoir rétracté vers l'équateur son extrémité dirigée vers le pôle, prend la forme d'un U ou d'un V, dont l'angle tourné d'abord vers le centre à l'équateur glisse vers le pôle sur le trajet des fils du fuseau (fig. 140). Les deux groupes vont ensuite comme à l'ordinaire constituer les noyaux filles (fig. 141, 142, 143).

DISCUSSION ET RÉSUMÉ DES OBSERVATIONS.

Les observations qui précèdent, empruntées à des tissus végétaux de nature variée, permettent de se faire une idée générale de la structure et de la division du noyau.

On a vu en commençant que sur le second point, qui est l'objet principal de ce travail, Strasburger et Flemming ne sont pas du même avis ; leurs nombreuses recherches n'en ont pas moins fait connaître sur l'ensemble de la question beaucoup de résultats intéressants. La discussion qui s'est élevée entre eux sera résumée plus loin, après les considérations qui ont trait au noyau considéré à l'état de repos.

Le noyau est constitué par une charpente interne sous forme de réseau ou de filament, généralement accompagnée d'un ou de plusieurs nucléoles, et dont les interstices sont remplis par le suc nucléaire. On ne sait pas encore d'une façon certaine si la membrane qui l'enveloppe lui appartient en propre ou provient du cytoplasme environnant.

La charpente interne est formée par les microsomes nucléaires, de volume variable, caractérisés, comme les nucléoles, par la chromatine qu'ils renferment.

Flemming admet que, dans la plupart des noyaux des cellules animales, elle a la structure d'un réseau dont les cordons grêles et ramifiés s'étendent dans tous les sens et forment tantôt des mailles très larges, comme dans les noyaux des grandes cellules nerveuses et des œufs de beaucoup d'animaux, tantôt des mailles très petites, comme dans les cellules épithéliales et glandulaires. Strasburger croit au contraire qu'il existe dans tous les noyaux des cellules végétales et animales qu'il a examinées un filament unique et continu, dont les replis s'étendent dans des directions variables et s'accolent latéralement les uns aux autres pour se séparer ensuite au moment où le noyau va entrer en division. La substance chromatique n'est pas disséminée dans le noyau sous forme de granulations ou de bâtonnets isolés, comme on le pensait jusqu'à ces derniers temps; cette apparence est due soit à des épaississements locaux, soit aux replis du filament.

Ces deux opinions diffèrent moins qu'on ne pourrait le croire au premier abord; elles ont l'une et l'autre leur raison d'être, aussi bien pour les noyaux des cellules végétales que pour ceux des cellules animales. C'est ainsi qu'on observe un réseau dans

les noyaux qui possèdent plusieurs nucléoles volumineux, riches en chromatine, et par contre une charpente interne délicate, comme dans le sac embryonnaire du *Lilium candidum* (fig. 105, pl. 4). La largeur des mailles, occupées par le suc nucléaire, permet d'apprécier facilement cette structure. Mais la difficulté est plus grande quand il s'agit de noyaux dont les repris filamenteux sont serrés et enchevêtrés, ainsi qu'on l'observe dans la plupart des cellules mères de pollen ou dans l'albumen du Lis. Dès les premiers indices d'une division prochaine, on distingue, dans tous les cas, un filament pelotonné dont la continuité devient de plus en plus évidente et qui peut succéder soit à un réseau dont les mailles se détruisent, soit à un filament primitif dont les repris anastomosés s'isolent les uns des autres pendant la contraction qui s'opère dans toute sa longueur.

Parfois aussi la présence d'un filament continu dans le noyau au repos est facile à constater ; tel est le cas des cellules mères du pollen de l'*Allium* (fig. 68, pl. 3). Il peut en être de même dans les cellules animales, bien que les recherches de Flemming fassent croire à l'existence plus fréquente d'un réseau. M. Balbiani (1) en a trouvé un remarquable exemple dans les noyaux des glandes salivaires des larves de *Chironomus*. La substance chromatique y forme des disques accolés en un filament épais, qui offre une stratification transversale très nette, et dont les deux bouts se terminent par deux nucléoles transparents, ou parfois viennent se réunir l'un et l'autre à un même nucléole. Au point de réunion de chacun des bouts du filament avec le nucléole se trouve un disque plus gros et renflé, dont la substance est analogue à celle du nucléole. Le vert de méthyle colore fortement le filament, mais il n'agit pas sur les nucléoles et les renflements discoïdes ; au contraire, le carmin et l'hématoxyline colorent vivement les nucléoles et les renflements, mais beaucoup moins le filament ; la safranine se fixe surtout sur les nucléoles. Tous les tissus des

(1) *Zoolog. Anzeiger*, 1881, n° 99 et 100.

larves de *Chironomus* contiennent des noyaux semblables. L'action prolongée des acides rend la stratification moins visible; l'acide acétique et plusieurs autres réactifs agglutinent en réseau les replis du filament, ce qui porterait à croire que l'apparence de réseau est due à l'action des réactifs et que les noyaux possèdent réellement un filament continu. Cependant, Flemming a montré que si la substance figurée du noyau est disposée sous forme de filament dans le cas actuel, il est des noyaux, appartenant à d'autres animaux, où l'existence d'un réseau n'est pas douteuse. Il n'en est pas moins vrai qu'il faut se tenir en garde contre l'action des réactifs.

Le filament nucléaire renferme, comme on sait, une partie de la chromatine; l'autre partie est contenue dans les nucléoles. Mais on ne peut affirmer que la chromatine constitue à elle seule les éléments figurés du noyau; elle peut avoir un substratum non colorable au même degré qu'elle. Son identité avec la nucléine n'est pas non plus démontrée, quoique Zacharias ait prouvé que c'est elle qui contient cette dernière substance. C'est pourquoi la chromatine doit plutôt être définie par ses propriétés chimiques que par ses caractères morphologiques.

Pour Strasburger, le filament nucléaire est formé par une substance fondamentale achromatique, ou hyaloplasme nucléaire, dans laquelle les microsomes chromatiques sont disposés en une file souvent fort régulière. Flemming ne fait pas cette distinction touchant la nature du filament; il donne le nom d'achromatine à tout ce que les réactifs spécifiques de la chromatine ne colorent pas, par conséquent au suc nucléaire lui-même et, comme on le verra plus loin, aux fils du fuseau nucléaire qui proviendraient, selon lui, du noyau et non du cytoplasme qui l'entoure. Il se demande si la chromatine est localisée uniquement dans le filament et dans les nucléoles et s'il n'en existe pas aussi dans le suc nucléaire sous forme de granulations diffuses. Pfitzner et Retzius admettent que le suc nucléaire, qu'ils désignent sous le nom de substance intermédiaire, en est totalement privé. On verra plus loin que

cette dernière opinion est seule admissible chez les végétaux.

De son côté, Zacharias pense qu'il existe dans le noyau au repos des cellules mères polliniques, en dehors du filament chromatique, une substance qui réagit comme les fils achromatiques du fuseau; c'est elle qui les formerait, et, par suite, ils ne proviendraient pas du cytoplasme. En cela il est d'accord avec Flemming, et cette substance achromatique serait l'hyaloplasme nucléaire.

Les nucléoles se comportent généralement, au contact des réactifs colorants, comme les microsomes chromatiques du filament; entre les uns et les autres on trouve tous les termes de passage, et c'est pourquoi on ne peut les distinguer dans tous les noyaux. Souvent les nucléoles se présentent comme des granulations un peu plus volumineuses que les microsomes nucléaires et comprises comme ces derniers dans le filament, sur le trajet de ses replis. Il en est ainsi dans beaucoup de noyaux adultes de l'albumen du Lis (fig. 90, pl. 3), dans les cellules des parois ovariennes (fig. 121 et 131, pl. 5), et dans les jeunes noyaux en voie d'accroissement. Leur volume augmente en même temps que leur nombre diminue; toutefois les noyaux du sac embryonnaire du *Lilium* conservent, jusqu'aux premiers stades de la division, plusieurs nucléoles de volume inégal (fig. 105 et 110, pl. 4).

On distingue fréquemment un nucléole principal et des nucléoles accessoires; mais il y a entre le premier et les derniers la même transition qu'entre ceux-ci et les microsomes du filament nucléaire. Quand il n'y en a qu'un seul, il est généralement excentrique et plus ou moins éloigné de la membrane du noyau. Si les nucléoles possèdent un certain volume, on ne les voit plus sur le trajet du filament, mais simplement en contact avec lui; c'est ce qu'on remarque notamment dans les cellules mères polliniques (fig. 1, pl. 1; fig. 81, pl. 3). Le fait est beaucoup plus évident quand la contraction du filament commence à se faire (fig. 51, pl. 2; fig. 114 et 115, pl. 5), ou même lorsque la segmentation a eu lieu (fig. 52, pl. 2, et fig. 84, pl. 3).

Dans les cellules animales, le nombre des nucléoles peut changer périodiquement et il est certain que ce changement a un sens physiologique. Auerbach et Flemming en donnent des exemples; mais en ce qui concerne les cellules végétales, nos connaissances sont encore insuffisantes à cet égard.

Les nucléoles n'ont pas de membrane d'enveloppe. Tout en étant formés, comme le filament nucléaire, de substance chromatique, ils peuvent facilement en être distingués par leurs propriétés optiques et leur aptitude à se colorer. Il est des nucléoles qui prennent une teinte différente de celle du filament nucléaire, au contact des mêmes réactifs. Ainsi, dans les cellules mères du pollen du *Listera ovata*, ils se colorent parfois en rouge jaune par l'hématoxyline, tandis que le filament devient violet foncé; il y a par conséquent, à certains moments du moins, une différence chimique entre la substance du nucléole et celle du filament nucléaire, et cette différence paraît être souvent en rapport avec l'âge. Strasburger a constaté que, dans les poils staminaux du *Tradescantia*, les nucléoles ne se colorent pas toujours par les réactifs spécifiques de la chromatine; au contraire, le volumineux nucléole des noyaux des cellules de *Spirogyra* est très riche en chromatine, alors que le réseau nucléaire délicat qui l'entoure se colore à peine par la safranine. Quoi qu'il en soit de ces différences, beaucoup de jeunes nucléoles paraissent tirer leur origine des microsomes nucléaires.

La présence des nucléoles dans la très grande majorité des noyaux et leurs caractères optiques et chimiques montrent qu'ils ne représentent pas simplement des parties de la substance nucléaire sans signification, mais un produit particulier de sa métamorphose et de l'activité vitale du noyau. Il est dès lors possible de les considérer, avec Strasburger, comme une matière de réserve du noyau, placée momentanément en dehors de son activité. On en a la preuve dans la façon dont ils se comportent durant la division. En effet, on a vu qu'ils persistent pendant la contraction du filament chromatique, et même quelque temps après la segmentation (fig. 2 et 3, pl. 1; fig. 51

et 52, pl. 2, etc.). S'ils disparaissent morphologiquement pendant la division du noyau mère, ils réapparaissent avec les mêmes propriétés dans les noyaux filles.

La disparition des nucléoles est souvent précédée d'une perte en chromatine, sans qu'il y ait d'abord diminution de volume ou changement de forme ; parfois aussi le volume diminue, bien que l'aptitude à la coloration persiste. Rarement ils se montrent granuleux comme ceux qui ont été signalés dans le *Lilium candidum* (fig. 106, pl. 4). Quant à savoir si leur disparition consiste en une dispersion mécanique de leur substance dans le filament nucléaire ou dans un remaniement chimique, c'est une question qu'il n'est pas encore possible de résoudre.

A la disparition du nucléole se rattache une opinion émise par Strasburger, dans son dernier mémoire (1), et qui mérite de nous arrêter un instant. Il s'agit d'un « corpuscule de sécrétion » qui apparaîtrait et serait éliminé dans les noyaux des cellules mères de pollen aux premiers stades de la division. Ce corpuscule a la forme et le volume d'un nucléole ; on le trouve à la péripherie, au contact de la membrane du noyau. Le vert de méthyle le colore peu ou pas du tout ; mais d'autres réactifs peuvent le colorer. On l'aperçoit encore après la disparition de la membrane nucléaire et même après la formation du fuseau ; Strasburger le figure chez plusieurs Monocotylédones, il l'a trouvé aussi chez toutes les Dicotylédones qu'il a examinées. Dans le *Glaucium fulvum*, il disparaît en même temps que la membrane nucléaire ; dans l'*Althæa rosea*, il est très volumineux par rapport aux éléments figurés du noyau et reste colorable jusqu'à sa disparition. Il présente des caractères analogues dans le *Pinus sylvestris*, dans l'*Equisetum limosum* et le *Psilotum triquetrum*.

Tangl a également constaté que, durant la division des cellules mères polliniques de l'*Hemerocallis*, on rencontre le corps en question ; mais il le considère simplement comme un

(1) *Loc. cit.*, p. 26.

nucléole. Strasburger combat cette opinion, parce qu'on le trouve en dehors des replis du filament nucléaire. Pour Tangl, ce serait un fait accidentel; mais, pour Strasburger, il s'agirait là d'un phénomène général. Cette expulsion d'une partie de la substance du noyau rappellerait ce qui se passe dans la formation des produits sexuels de plusieurs plantes (1). C'est ainsi que dans le *Marsilia elata*, une partie du contenu de la cellule mère des anthérozoïdes n'entre pas dans la constitution de ces derniers. Il en est de même dans la *Salvinia natans*.

Tout en reconnaissant que ces hypothèses plaisent à l'esprit, malgré leur base peu solide, je suis porté à croire que le prétendu corpuscule de sécrétion n'est autre chose que le nucléole en voie de résorption. En effet, dès qu'il a pris un certain volume, le nucléole se trouve en dehors et au contact du filament chromatique; quand ce dernier se contracte, le nucléole peut s'en séparer, ainsi qu'on le voit dans le *Listera* et l'*Allium*. D'ailleurs le nucléole reste passif durant les premiers changements qui se produisent dans le noyau avant la division et commencent par la contraction du filament chromatique. Cette séparation peut avoir aussi pour cause l'action des réactifs; tel pourrait bien être le cas de la figure 27, planche 2, où l'alcool absolu a probablement contracté davantage le filament déjà pelotonné et épaissi. Remarquons, en outre, que le corpuscule se comporte avec les réactifs colorants de la même façon que le nucléole en voie de disparition.

En ce qui concerne la partie du noyau qui n'offre aucun élément figuré, et à laquelle on donne le nom de suc nucléaire, on doit la considérer, tout au moins dans les cas observés jusqu'ici chez les végétaux, comme un liquide dépourvu de particules colorables par les réactifs des éléments figurés chromatiques ou achromatiques. Dans les cellules animales, il peut offrir, d'après Flemming, une consistance gélatineuse et prendre une teinte plus ou moins accentuée au contact des réactifs

(1) Strasburger, *Zellbild. u. Zelltheil.*, p. 97.

qui colorent, non pas les éléments figurés du noyau, mais ceux de la substance cellulaire, tels que le carmin, le picrocarmin et l'hématoxyline.

J'ai insisté à plusieurs reprises sur ce fait, que dans les noyaux dont le filament s'est déjà contracté et qui, par suite, entrent en division, on ne trouve entre les replis du peloton nucléaire aucun élément figuré colorable par les réactifs du cytoplasme. A ce même stade, Flemming a vu chez la Salamandre des granulations disposées sous formes de fils ou de cordons grêles qui, selon lui, sont destinées à former les fils achromatiques du fuseau. On n'a pu jusqu'à ce jour en constater la présence chez les végétaux ; c'est du moins ce qui résulte des observations de Strasburger, de Soltwedel et d'autres botanistes, ainsi que des miennes propres ; de sorte que jusqu'à ce jour rien n'est venu prouver que l'opinion de Flemming soit admissible pour les végétaux.

Une autre question qui peut encore prêter à discussion a trait à la membrane nucléaire. Son existence a même été niée dans plusieurs cas chez les animaux, mais sans preuves suffisantes, ainsi que Flemming l'a montré (1). Dans les noyaux des cellules végétales, la membrane est en général d'autant plus visible que le réseau ou le filament chromatique est moins serré. On a vu qu'elle présente un double contour très net dans beaucoup de noyaux de cellules mères polliniques du *Listera*, où elle prend même une coloration assez marquée par le vert de méthyle. La membrane est surtout très visible dans les noyaux qui sont arrivés aux premiers stades de la division. Le plus souvent elle se montre finement granuleuse, comme dans les noyaux des cellules mères polliniques ou de l'albumen du *Lilium;* ses granulations ne peuvent être différenciées de celles du cytoplasme par les réactifs. C'est pourquoi Strasburger admet qu'elle est toujours formée par lui.

On peut se demander, quand on la voit formée par des granulations, si elle n'est pas perforée, et si elle n'offre pas des

(1) *Loc. cit.*, p. 165.

pores susceptibles d'établir une communication entre les éléments figurés du noyau et ceux de la cellule. Il suffit d'examiner les noyaux au début de la division, alors que le filament nucléaire, contracté ou même déjà segmenté, est plongé dans le suc nucléaire nettement séparé du cytoplasme, pour voir que le réseau de celui-ci n'a aucune relation avec le filament (fig. 2 et 3, pl. 1; fig. 28 et 52, pl. 2, etc.). Les échanges entre le cytoplasme et le noyau sont simplement de nature osmotique.

Le cytoplasme présente souvent, comme on l'a vu dans les cellules mères polliniques, un réseau très délicat formé de fines granulations qui se distinguent des éléments figurés du noyau par leurs réactions. Parfois ces granulations sont assez grosses et isolées, comme les figures 117 et 118, planche 5,

Arrivons maintenant à l'examen des phénomènes qui se succèdent dans le cours de la division du noyau. On doit les grouper en un certain nombre de phases bien caractérisées.

1. La première consiste dans la disposition pelotonnée que prennent les éléments chromatiques du noyau.

Le filament, qui existait déjà dans le noyau au repos ou qui succède au réseau, commence par se contracter. Les microsomes qui le constituent se fusionnent en granulations plus grosses ou en disques accolés. Il est possible que parfois l'augmentation d'épaisseur du filament provienne d'une soudure latérale des replis primitifs disposés en zigzag. Pendant ce temps, la membrane nucléaire devient beaucoup plus visible.

La disparition des nucléoles peut avoir lieu déjà à cette phase, surtout quand ils sont petits et peu distincts des microsomes du filament; plus souvent ils persistent entre les replis pour ne disparaître qu'au moment de la segmentation ou même après qu'elle a eu lieu (fig. 2 et 3, pl. 1; fig. 28 et 52, pl. 2; fig. 69, 82, 84, 91, pl. 3; fig. 114 et 115, pl. 5). Telle est la phase du peloton nucléaire.

Les phénomènes qu'on observe chez les animaux à cette même période sont beaucoup plus complexes. Qu'il me suffise

de rappeler qu'on voit apparaître dans la substance cellulaire, au voisinage du noyau, deux pôles autour desquels les granulations se disposent en rayonnant. Un cas analogue a été observé par Strasburger dans l'*Hyacinthus orientalis* (1), avant la disparition de la membrane nucléaire et pendant la contraction du filament. La figure 108 de la planche 4 montre également uue disposition radiaire dans le cytoplasme d'un sac embryonnaire, mais après la formation du fuseau et de la plaque nucléaire. Chez les animaux, la disposition dicentrique peut apparaître avant la formation du peloton nucléaire ; quand ce dernier commence à se former, les nucléoles disparaissent, tandis que chez les plantes, ainsi que nous l'avons vu plus haut, leur disparition est beaucoup plus tardive.

2. La seconde phase comprend la segmentation du filament pelotonné, avec les modifications que présentent les segments isolés avant et après la disparition de la membrane du noyau.

La segmentation se fait généralement alors que les replis du filament s'étendent indistinctement dans tous les sens, à l'intérieur du noyau. Il est aussi des cas où les replis se disposent d'abord dans une direction sensiblement parallèle à l'axe du fuseau futur, par exemple dans les noyaux filles polliniques du Lis (fig. 21). Strasburger a signalé, en outre, une disposition diagonale et même transversale dans d'autres cas. Mais ces variations n'ont qu'une faible importance, car on les trouve dans les tissus différents de la même plante.

Le nombre des segments est assez constant pour les noyaux d'un même tissu, mais il peut varier dans la même plante pour des tissus de nature différente. On en compte 12 dans les cellules mères du pollen du *Lilium*, 8 dans celle de l'*Allium* et de l'*Alstrœmeria*. Strasburger avait déjà remarqué ce fait.

Aussitôt formés, ils se comportent de façons différentes. S'il s'agit des cellules mères de pollen, on voit chaque segment subir une incurvation en son milieu et rapprocher ses deux

(1) Strasburger, *loc. cit.*, fig. 143, pl. 3.

moitiés jusqu'à les accoler l'une à l'autre en un bâtonnet dans lequel elles restent plus ou moins longtemps reconnaissables. Le point où s'est fait la courbure regarde généralement le centre du noyau, comme l'indiquent les figures 6 et 7 de la planche 1. Cette disposition est beaucoup plus constante pour les segments des noyaux des cellules filles polliniques (fig. 21 et 44, pl. 2, et fig. 76, pl. 3). Elle manque souvent dans les cellules mères, et même, d'après Strasburger, elle est inverse dans les cellules mères polliniques du *Fritillaria persica*, c'est-à-dire que la courbure est tournée vers la périphérie. En outre, les deux moitiés de chaque segment, dans cette plante, ne se soudent que sur une partie de leur longueur, de manière à former ensemble un Y dont les jambes sont les plus voisines du centre, et se dirigeront l'une et l'autre vers chacun des deux pôles du fuseau. Une soudure incomplète, avec orientation analogue des bâtonnets, existe aussi dans l'*Alstrœmeria*.

Au sujet de cette curieuse soudure des deux moitiés de chaque segment en un bâtonnet unique, Flemming se demande si elle ne proviendrait pas de l'action des réactifs. Il n'en est rien; on peut la suivre pas à pas, pour ainsi dire, aussi bien sur les préparations fraîches que sur celles qui sont fixées préalablement par l'alcool absolu ou par l'acide chromique.

C'est généralement pendant le rapprochement des deux branches de chaque segment, quelquefois après leur soudure, que la membrane du noyau disparaît. Le cytoplasme peut alors se mélanger avec le suc nucléaire et refouler vers le centre les éléments chromatiques jusque-là plus ou moins éloignés les uns des autres. Il est certain que ce rapprochement au centre n'est pas un effet des réactifs.

3. Bientôt on voit apparaître les fils achromatiques du fuseau. Leur nombre varie suivant les plantes et les tissus, tout en étant en rapport avec celui des segments ou bâtonnets chromatiques auxquels ils doivent servir de guide aux stades ultérieurs (comparez les fig. 8, pl. 1, et 32, pl. 2, avec les fig. 85, pl. 3, et 146, pl. 5). Ils ne se colorent pas par les

réactifs spécifiques de la chromatine; le carmin et l'hématoxyline les rendent très visibles, du moins dans la plupart des cas. Zacharias a reconnu qu'ils se dissolvent dans une solution de pepsine et deviennent plus apparents par les acides étendus, tandis que les éléments chromatiques présentent des réactions inverses. Leur apparition est tardive et leur nombre peu élevé dans les noyaux de l'albumen de la plupart des plantes et notamment du Lis.

Quelle est l'origine de ces fils? Proviennent-ils du cytoplasme ou bien du noyau lui-même? Nous sommes en présence de deux opinions soutenues l'une et l'autre par plusieurs observateurs.

Strasburger n'hésite pas à les rapporter au cytoplasme, en se fondant sur ce fait qu'avant la disparition de la membrane nucléaire il n'existe entre les replis du filament, ou entre les segments qui en proviennent, aucune substance figurée. Il s'appuie en même temps sur le moment de leur apparition, qui suit toujours la résorption de la membrane du noyau et la pénétration du cytoplasme entre les éléments chromatiques. On verrait même, dans le *Galanthus nivalis*, le cytoplasme présenter une striation qui part de deux points représentant évidemment les deux pôles du fuseau futur, avant la disparition de la membrane nucléaire et la segmentation du filament (1). Pour ce savant, les fils du fuseau sont la cause prochaine de la division et de l'orientation des éléments chromatiques.

Zacharias pense, au contraire, que les fils achromatiques proviennent du noyau lui-même; il fonde son opinion sur la présence dans le noyau d'une substance granuleuse qui se comporterait au contact des réactifs d'une autre façon que la chromatine.

Zalewski et Soltwedel les considèrent comme des tubes creux dans lesquels les éléments chromatiques se déplaceraient pour s'orienter et former la plaque nucléaire, et qui ensuite, dépourvus de leur contenu, persisteraient avec l'as-

(1) *Loc. cit.*, fig. 121, pl. 2.

pect de fils minces. Mais tandis que le premier les rapporte au noyau seul, dont les éléments figurés constitueraient les tubes remplis de nucléine, le second croit que c'est la substance cellulaire ou cytoplasme qui pénètre dans le noyau, en entourant les éléments chromatiques, et qui plus tard, après l'arrivée de ceux-ci à l'équateur, reste en arrière sous forme de tubes vides.

De ses observations sur la Salamandre, Flemming conclut à l'origine nucléaire des fils achromatiques du fuseau. La substance qui les fournit constitue, d'après lui, pendant la phase du peloton nucléaire, des cordons granuleux très grêles, interposés entre les éléments chromatiques. Avant la disparition de la membrane nucléaire, on remarque déjà dans le noyau deux centres autour desquels ces cordons achromatiques affectent une disposition rayonnante, en se dirigeant vers l'intérieur du noyau entre les replis du filament chromatique. Ces deux centres sont d'ailleurs les deux pôles du fuseau futur; ils apparaissent au contact de la membrane nucléaire, mais il est difficile de décider si c'est en dedans ou en dehors. Quant à l'origine de ces cordons granuleux, il faudrait les rapporter aux éléments figurés du noyau au repos, composés d'une substance fondamentale achromatique et de chromatine; ces deux substances se sépareraient l'une de l'autre à un moment donné pour former, la première les éléments achromatiques du fuseau, la seconde le filament chromatique pelotonné.

Un argument plus solide en faveur de cette manière de voir est tiré du *Spirogyra*. Flemming affirme, contrairement aux assertions de Strasburger, que les fils achromatiques du fuseau existent déjà avant la disparition de la membrane nucléaire, et par conséquent avant la pénétration du cytoplasme. Il ajoute, au sujet de la Salamandre, que les fils du fuseau n'offrent pas les mêmes réactions que ceux qui divergent en rayonnant dans la substance cellulaire. Il ne peut admettre que le cytoplasme pénètre par les pôles, comme le pensent plusieurs observateurs, pour former les fils du fuseau.

La question est donc très controversée. Il n'y a pas lieu toutefois de s'arrêter aux assertions de Zalewski et de Soltwedel concernant la disposition en tubes creux qu'affecteraient les fils du fuseau. Mais, à l'exception des observations de Flemming sur le *Spirogyra*, la plupart de celles qui ont eu pour objet les végétaux parlent en faveur de l'opinion de Strasburger.

En effet, les réactifs ne permettent pas de voir, entre les replis du filament nucléaire, soit avant, soit après la segmentation, des éléments figurés se comportant comme ceux du cytoplasme (fig. 2 et 3, pl. 1, ou fig. 69, pl. 3; fig. 115 et 116, pl. 5). Il faudrait donc supposer, pour se conformer aux idées de Flemming, que si la substance achromatique destinée à former les fils provient, comme il le pense, du réseau ou du filament nucléaire, elle ne s'est pas encore séparée de la substance chromatique dans les divers exemples auxquels nous renvoyons. Or, une telle séparation ne se montre à aucun moment.

Les réactions des microsomes du cytoplasme végétal sont identiques à celles des fils du fuseau, autant du moins qu'on peut en juger dans l'état actuel de nos connaissances. Ces fils se colorent de la même façon que le cytoplasme, soit avec le carmin, soit avec l'hématoxyline. Il y a, par suite, des différences entre le cytoplasme végétal et le cytoplasme animal tel qu'il existe dans les cellules observées par Flemming; le second paraît être d'une nature plus complexe.

On sait qu'après la division complète d'un noyau mère, si les deux noyaux filles doivent être séparés par une cloison de cellulose et souvent même lorsque celle-ci ne se forme pas, les fils achromatiques interposés entre les deux noyaux augmentent de nombre aux dépens des éléments figurés du cytoplasme environnant. Or, les réactifs ne permettent pas de distinguer, parmi ces fils, ceux qui appartenaient d'abord au fuseau de ceux qui proviennent ultérieurement du cytoplasme.

Je n'ai pu voir dans aucun cas les fils du fuseau apparaître avant la disparition de la membrane nucléaire. Il faut remar-

quer, en outre, qu'il y a des noyaux relativement pauvres en chromatine, dont les fuseaux sont formés de très nombreux fils achromatiques (fig. 146 et 147, pl. 5) ; il serait dificile de croire que ces derniers proviennent du noyau seul. Que la pénétration du cytoplasme dans le noyau privé de sa membrane ne suffise pas à expliquer les changements de forme et de position du filament chromatique ou de ses segments, la chose est admissible, puisque la contraction et souvent la segmentation ont lieu avant la disparition de la membrane : la division du noyau paraît alors se préparer indépendamment du cytoplasme. Toutefois, les pôles du fuseau, qui constituent deux nouveaux centres d'attraction, doivent apparaître en dehors du noyau même, si l'on compare la longueur du fuseau et le diamètre du noyau au repos dans un certain nombre de cas. D'ailleurs, la formation et l'orientation des fils du fuseau peuvent tout aussi bien avoir lieu dans le cytoplasme que dans le noyau, sous l'influence de deux forces directrices agissant aux deux pôles du fuseau. Souvent aussi on remarque autour du noyau en voie de division une accumulation du cytoplasme, ce qui montre que le phénomène est au moins en partie sous sa dépendance (fig. 118 et 119, pl. 5).

La formation des fils achromatiques est accompagnée de l'orientation des segments chromatiques autour du centre de figure. Nous avons vu que, dans les cellules mères polliniques du *Lilium*, de l'*Allium* et de l'*Alstrœmeria*, chaque segment se coude en son milieu et rapproche ses deux branches pour les souder plus ou moins intimement en un bâtonnet. Cette soudure peut rester très incomplète, comme dans les noyaux des cellules filles polliniques. Parfois la façon dont les segments se comportent est assez différente, comme dans le *Listera* (fig. 55 et 56, pl. 3).

Les bâtonnets chromatiques se rangent dans le plan équatorial du fuseau et forment une étoile plus ou moins régulière, qui est la plaque nucléaire (fig. 9, pl. 1, etc.). Mais dans la plupart des tissus autres que les cellules mères du pollen, la plaque nucléaire offre des caractères différents.

Les segments chromatiques ne rapprochent pour ainsi dire pas leurs moitiés l'une de l'autre pour les souder; l'une d'elles se dirige vers le pôle, parallèlement à l'axe du fuseau, l'autre est située plus ou moins exactement dans le plan équatorial ou recourbée dans une direction variable : c'est le cas des noyaux de l'albumen du *Lilium*, du *Clematis* (fig. 94 et 95, pl. 4; fig 153, pl. 5), du tissu des ovules et des ovaires. D'autres fois les segments prennent la forme de V dont la pointe regarde le centre de figure, et dont les branches sont tournées vers la périphérie : ce sont les cas qui ressemblent le plus à ce qui se passe dans les cellules animales; on en rencontre dans le sac embryonnaire.

Les éléments chromatiques de la plaque nucléaire ne présentent pas toujours une disposition radiaire chez les végétaux; ils ne sont pas non plus tous situés autour du fuseau dans le plan équatorial, on en trouve plusieurs entre les fils achromatiques. Chez la Salamandre, il y a au centre de la couronne nucléaire un espace non occupé par les éléments chromatiques qu'on ne rencontre presque jamais chez les végétaux, si ce n'est parfois dans les cellules mères polliniques du Lilium (fig. 7, pl. 1).

4. A la phase suivante a lieu la division de la plaque nucléaire, sur laquelle porte principalement la discussion entre Strasburger et Flemming.

Dans les noyaux des cellules mères polliniques, les deux moitiés qui forment par leur soudure longitudinale un bâtonnet se séparent l'une de l'autre par dédoublement longitudinal et par une rupture qui se produit à l'endroit de la courbure du segment chromatique. Il en résulte deux nouveaux bâtonnets moitié moins épais, qui doivent appartenir chacun à l'un des noyaux filles. Tel est le cas du *Lilium*, de l'*Allium*, de l'*Alstrœmeria*, etc., qui ressemblent complètement sous ce rapport au *Fritillaria* étudié par Strasburger.

Le filament nucléaire se coupe donc à deux reprises différentes; la première fois pour former les segments que nous avons vu rapprocher et souder leurs moitiés, la seconde fois

pour séparer complètement ces deux moitiés l'une de l'autre. La première segmentation a lieu durant la phase pelotonnée, la seconde après la formation de la plaque nucléaire.

Dans les noyaux de l'albumen et du parenchyme des tissus de l'ovule ou de l'ovaire, les choses se passent autrement : il n'y a pas de soudure des moitiés de chaque segment. Pour Strasburger, le filament pelotonné se coupe, ici aussi, à deux reprises différentes : la première segmentation porte sur les replis les plus rapprochés des pôles du fuseau futur, la seconde sur ceux qui occupent la région équatoriale; de sorte que, par exemple, dans mes figures 94 et 95, planche 4, les deux segmentations auraient eu lieu et les segments formant la plaque nucléaire n'auraient plus qu'à se séparer les uns des autres en deux groupes pour constituer les noyaux filles. La seconde segmentation se produirait donc plutôt dans ce dernier cas que dans les cellules mères de pollen. La plaque nucléaire est d'ailleurs bien différente.

Strasburger admet aussi deux segmentations chez la Salamandre. La première aurait lieu pendant la phase du peloton; la seconde plus tard, au moment où les éléments chromatiques ont pris une disposition en couronne. Flemming s'élève contre cette assertion : pour lui, la segmentation commence aussi à la phase du peloton nucléaire, mais elle se continue pendant un temps variable et souvent jusqu'au stade de la couronne.

Strasburger croit qu'après les deux segmentations, les éléments chromatiques de la plaque nucléaire n'ont plus qu'à se séparer en deux groupes. Pour cela, la branche qui regarde le pôle se courbe en forme d'hameçon à son extrémité, tandis que la partie courbée du segment se redresse, en même temps qu'il se fait un transport des segments vers les deux pôles.

Je crois, au contraire, qu'un tel mode de division de la plaque nucléaire n'est applicable ni aux végétaux, ni aux animaux.

Et d'abord la segmentation du filament, dans les noyaux

de l'albumen ou de l'ovaire, ne m'a pas paru se faire à deux moments différents, en premier lieu vers les pôles, ensuite vers l'équateur. En outre, les segments qui constituent la plaque nucléaire ne se séparent pas simplement en deux groupes pour se transporter aux pôles, mais subissent un dédoublement longitudinal, comme l'indiquent les figures 96 et 97, planche 4; 123 à 127, planche 5, etc., dédoublement précédé d'un aplatissement qui donne lieu à une forme rubannée. C'est par ce moyen que le nombre des segments chromatiques se trouve doublé.

Ce dédoublement longitudinal a été bien constaté par Flemming et par plusieurs autres observateurs chez les Batraciens, tels que la Salamandre, le Triton. Strasburger ne l'admet pas, même chez la Salamandre; il a bien vu parfois les segments de la plaque nucléaire formés de deux rangées parallèles de granulations, mais il considère le fait comme inconstant; pour lui les segments ne se divisent pas suivant leur longueur en deux moitiés.

Flemming pense, comme on l'a vu, que cette division longitudinale peut se manifester dès la phase du peloton et se continuer jusqu'au stade de la plaque ou étoile nucléaire. Retzius croit, au contraire, qu'elle n'a lieu qu'à la phase de l'étoile nucléaire dont elle constitue le caractère essentiel (1).

L'opinion de Flemming semble la plus fondée; mais, quoi qu'il en soit, la division longitudinale est hors de doute pour les noyaux des cellules animales.

Il en est de même pour les noyaux des cellules végétales de l'albumen, de l'ovaire, des ovules, des pédoncules floraux et d'autres tissus que j'ai examinés. Déjà quelques observations de Flemming parlaient en faveur de cette manière de voir, mais Strasburger l'explique d'une façon toute différente, que j'ai indiquée, à propos des noyaux de l'albumen du *Lilium*.

Il est à remarquer aussi que chez les végétaux, la division longitudinale des segments qui constituent la plaque nucléaire

(1) Flemming, *loc. cit.*, p. 267.

ne commence qu'après la formation définitive de celle-ci et qu'on n'en aperçoit auparavant aucun indice; l'aspect rubanné des segments est postérieur à leur orientation. Ce dédoublement longitudinal aurait donc lieu seulement au stade où Retzius l'a vu dans les cellules animales.

En se séparant l'une de l'autre, les deux moitiés de chaque segment de la plaque prennent des formes variables. Le plus souvent elles s'incurvent vers le milieu de leur longueur de façon à représenter des V plus ou moins réguliers, dont l'angle se tourne vers le pôle. Si l'une des branches reste courte, elles ressemblent alors à des bâtonnets en forme de crochets ou d'hameçons. Il devient alors plus facile d'en apprécier le nombre total et de constater qu'il est manifestement plus élevé que celui des segments qui formaient la plaque nucléaire avant le dédoublement, comme cela doit être si ce dédoublement existe réellement; leur épaisseur est également moindre. (Comparez les fig. 98 aux fig. 94 et 95 de la pl. 4, ou la fig. 129 aux fig. 123 et 124 de la pl. 5.)

Le dédoublement longitudinal est souvent difficile à constater, surtout quand il s'agit de plaques nucléaires dont les éléments sont minces et courts et ne peuvent être examinés qu'avec de très forts grossissements; tel est le cas des cellules mères de pollen de la plupart des Dicotylédones. Cependant on observe fréquemment que chacun des noyaux filles contient autant d'éléments ou bâtonnets chromatiques que la plaque du noyau mère avant le dédoublement, et que leur épaisseur est moitié moindre.

Il est évident que ce dédoublement constitue un phénomène très important dans la division du noyau, et, comme il a lieu à un moment déterminé dans les cellules végétales observées jusqu'à ce jour, on peut avec raison le considérer comme caractéristique de la phase qui suit immédiatement la formation de la plaque nucléaire. Nous savons pourtant qu'il n'a pas, à cet égard, la même importance aux yeux de Flemming, puisqu'il résulterait de ses observations sur la Salamandre qu'il peut se manifester bien avant cette phase, con-

trairement toutefois à l'opinion de Retzius qui ne l'a trouvé chez le Triton qu'au stade où je l'ai observé dans les cellules végétales. Mais que son apparition soit plus ou moins tardive, il n'en résulte pas moins un intéressant rapprochement entre les animaux et les végétaux.

5. La phase qui suit le dédoublement longitudinal de chacun des éléments constitutifs de la plaque nucléaire, d'où résulte la formation de deux groupes de bâtonnets chromatiques, comprend le transport et l'orientation de ces derniers aux pôles du fuseau.

Ces bâtonnets prennent des formes variables, tantôt celle de V à branches à peu près égales (fig. 14, 16, 18, pl. 1), tantôt celle de crochets ou d'hameçons (fig. 24, 45, 46, pl. 2); dans tous les cas l'angle ou la courbure regarde le pôle. Souvent quelques-uns restent en retard à la fois dans leur orientation et dans leur marche (fig. 14, pl. 1; 45, pl. 2; 98, pl. 4; 128, 129, 141, pl. 5). En suivant le trajet des fils du fuseau, ils arrivent aux pôles, où ils présentent une disposition radiaire, qui rappelle celle de la plaque nucléaire du noyau mère et qui est surtout très manifeste quand on les observe par le pôle, autour duquel les rayons de l'étoile formée par eux sont représentés par leurs branches plus ou moins longues (fig. 44, pl. 3; 77, pl. 2; 111, pl. 4, etc.). Le centre de l'étoile est souvent occupé par des bâtonnets situés, comme leurs voisins, dans la direction des fils achromatiques du fuseau; par suite, la disposition en couronne est assez rare.

6. La dernière phase est caractérisée par la formation du filament pelotonné de chacun des noyaux filles.

Les bâtonnets de l'étoile du noyau fille, encore assez distants les uns des autres dans la plupart des cas pour pouvoir être comptés, ne tardent pas à se rapprocher en se contractant sur toute leur longueur. Il en résulte dès lors un épaississement et un accolement latéral des branches des bâtonnets, comme dans les figures 37 et 38, planche 2, ou une contraction comme celle que représentent les figures 101 et 102, planche 4; 142, planche 5. L'épaisseur des éléments chroma-

tiques augmente ainsi et devient presque égale à celle qu'ils avaient dans le noyau mère au moment de la formation de la plaque nucléaire.

C'est alors qu'ils commencent à se souder bout à bout, pour reconstituer un filament unique. Dans les noyaux filles des cellules polliniques, les branches des bâtonnets, d'abord contractées et épaissies, s'allongent en s'écartant les unes des autres; elles prennent ensuite l'aspect de granulations disposées en chapelet, avant de se souder par les bouts les unes aux autres (fig. 39 et 40, pl. 2; 65 et 66, pl. 3). Une fois la soudure opérée, le filament formé écarte ses replis et devient de plus en plus granuleux (fig. 42, pl. 2; fig. 73 et 74, pl. 3). D'autres fois, comme dans l'albumen ou le parenchyme des ovules ou des ovaires, les éléments chromatiques se contractent également aux pôles, en s'épaississant et se rapprochant au contact les uns des autres; les branches tournées vers l'équateur se raccourcissent et s'incurvent en divers sens; la soudure se fait d'abord par les bouts les plus voisins du pôle, puis par ceux qui regardaient l'équateur (fig. 101, 102 et 103, pl. 4; fig. 142 et 143, pl. 5).

La membrane nucléaire apparaît presque aussitôt après la soudure, pendant que les replis du filament pelotonné commencent à se dérouler en divers sens, avant de s'accoler ou de se souder latéralement de distance en distance pour former un réseau. Les nucléoles se montrent plus tard. Les noyaux filles acquièrent ainsi peu à peu la structure du noyau mère à l'état de repos.

Telle est la succession normale des phénomènes observés dans le cours de la division indirecte. On peut dire que, dans ses traits principaux, la formation des noyaux filles consiste dans la répétition en sens inverse des phénomènes présentés par le noyau mère qui se divise. Il y a bien pourtant quelques différences dans les détails. Ainsi, dans le développement du pollen, le filament chromatique des noyaux filles se comporte en général autrement que celui du noyau mère avant de se

segmenter pour former la plaque nucléaire; il dirige d'abord ses replis dans la direction de l'axe du fuseau futur (fig. 21 ou 44, pl. 2). La plaque du noyau fille ne ressemble pas non plus à celle du noyau mère; ses éléments sont plus longs et autrement orientés. Mais ces différences n'altèrent pas le caractère fondamental de la division.

La répartition en six phases des phénomènes qu'elle présente me paraît justifiée par les détails qui précèdent. Flemming admet, il est vrai, que pour les noyaux des cellules animales la segmentation du filament et le dédoublement des segments formés n'ont pas lieu à un moment précis, mais qu'ils peuvent se produire et se continuer à des stades variables, ce qui permettrait alors de réduire le nombre des phases de la division. Cependant, comme dans les noyaux végétaux qui ont été l'objet de mes observations la segmentation et le dédoublement se montrent à des stades déterminés, il y a lieu d'admettre la succession des différentes phases telle que je viens de l'exposer. On voit, en définitive, qu'à part des différences d'ordre secondaire, la division des noyaux chez les végétaux et chez les animaux offre de grandes analogies; elle se résume de la façon suivante, à partir du noyau mère au repos :

1. Forme pelotonnée du noyau mère.
2. Segmentation du filament.
3. Étoile ou plaque nucléaire du noyau mère.
4. Dédoublement longitudinal des éléments de la plaque nucléaire.
5. Étoile des noyaux filles.
6. Forme pelotonnée des noyaux filles.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 1.

Fig. 1 à 20. — *Lilium Martagon*. Gr. 750.

Fig. 1. Cellule mère de pollen avec noyau au repos.

Fig. 2. Le filament pelotonné s'est coupé en douze segments, occupant encore toute la cavité du noyau. La membrane nucléaire est granuleuse; le nucléole existe encore.

Fig. 3. Les segments rapprochent leurs deux moitiés; ils sont formés de microsomes distincts.

Fig. 4. Soudure longitudinale des moitiés de chaque segment. Le cytoplasme a pénétré dans le noyau après la disparition de la membrane et repoussé les segments vers le centre.

Fig. 5. Les segments s'écartent les uns des autres pour s'orienter autour du centre de la cellule.

Fig. 6. Disposition radiaire des segments tournant, pour la plupart, leur partie courbée vers le centre.

Fig. 7. Étoile nucléaire et disposition en couronne. La duplicité des segments est encore visible.

Fig. 8. Fuseau nucléaire avec plaque équatoriale.

Fig. 9. Le même, un peu plus âgé.

Fig. 10. Dédoublement longitudinal des segments, avec orientation de leurs moitiés, plus ou moins séparées les unes des autres.

Fig. 11. Plaque, vue par le pôle, à la même phase.

Fig. 12. Division un peu plus avancée.

Fig. 13. Fuseau montrant les différentes formes présentées par les bâtonnets chromatiques, commençant à se séparer en deux groupes et à s'incurver en forme d'U ou de V.

Fig. 14. Séparation presque complète des deux groupes; quelques-uns des bâtonnets sont en retard.

Fig. 15. Un des noyaux filles vu obliquement par le pôle, avec ses douze bâtonnets chromatiques en forme de V.

Fig. 16. Arrivée aux pôles des bâtonnets encore assez peu serrés les uns contre les autres.

Fig. 17. Vue par le pôle, montrant les deux branches de chaque bâtonnet accolées l'une à l'autre quand on fait varier la mise au point.

Fig. 18. Disposition régulière en couronne, assez rare.

Fig. 19. Les bâtonnets qui constituent chacun des noyaux filles incurvent leurs branches dans des directions variées pour souder leurs extrémités libres et former un filament unique. Les fils achromatiques sont devenus plus nombreux que dans la figure 16.

Fig. 20. Noyaux filles avec leur membrane enveloppante, mais sans nucléoles. La cloison de cellulose qui les sépare est assez épaisse.

Planche 2.

Fig. 21 à 25. — *Lilium Martagon.* Gr. 750.

Fig. 21. Noyaux filles déjà entrés en division : celui de gauche étend ses replis dans la direction de l'axe du fuseau futur ; celui de droite montre par le pôle les segments déjà formés tournant leur partie courbée vers le centre.

Fig. 22. Plaque nucléaire dont les éléments offrent des microsomes ou disques chromatiques bien distincts.

Fig. 23. Les segments rassemblés à l'équateur se sont coupés en deux parties qui s'incurvent avant de tourner leur angle vers le pôle.

Fig. 24. Les bâtonnets des noyaux filles sont pour la plupart recourbés en hameçon.

Fig. 25. Les bâtonnets contractés se sont soudés par leurs extrémités pour former le peloton ; il n'y a pas encore de membrane nucléaire.

Planche 3.

Fig. 26 à 49. — *Alstrœmeria Pelegrina.* Gr. 750.

Fig. 26. Cellule mère de pollen avec noyau à l'état de repos.

Fig. 27. Peloton nucléaire contracté fortement sur le côté ; nucléole au contact de la membrane nucléaire.

Fig. 28. Les segments chromatiques ont rapproché et accolé leurs moitiés, pour la plupart ; la membrane existe encore ainsi que le nucléole.

Fig. 29. Rapprochement au centre des segments après la pénétration du cytoplasme.

Fig. 30. Contraction plus marquée des segments accolés.

Fig. 31. Commencement d'orientation des huit segments, dont les branches présentent une soudure plus complète.

Fig. 32. Fuseau, avec sa plaque nucléaire, dont les segments sont situés sur le trajet des fils achromatiques.

Fig. 33. Dédoublement des segments.

Fig. 34. Séparation en deux groupes des bâtonnets incurvés résultant du dédoublement.

Fig. 35. Arrivée aux pôles des deux groupes ; contraction des branches des bâtonnets et accolement très marqué.

Fig. 36 et 37. Stades plus avancés.

Fig. 38. Noyau fille, vu par le pôle au stade précédent.

Fig. 39. Modifications annonçant la soudure bout à bout des branches de chacun des bâtonnets.

Fig. 40. Vue oblique de l'étoile du noyau fille.

Fig. 41. Soudure encore incomplète.

Fig. 42. Reconstitution du peloton nucléaire. A l'équateur, se montre la ligne granuleuse qui est le rudiment de la plaque cellulaire.

Fig. 43. Le filament pelotonné a étendu et aminci ses replis, qui s'accolent en formant un réseau sans nucléole.

Fig. 44. Noyaux filles en division : à gauche, la plaque nucléaire est vue par le pôle ; à droite, elle se présente de côté, à un stade un peu moins avancé.

Fig. 45. Séparation incomplète des deux moitiés de la plaque nucléaire.

Fig. 46. Les bâtonnets de chacun des noyaux en voie de formation ont la forme d'hameçon.

Fig. 47. Un des noyaux, vu par le pôle.

Fig. 48. La soudure, par les extrémités des bâtonnets, commence à se faire.

Fig. 49. Noyau d'une des cellules de pollen entièrement constitué, avec son réseau finement granuleux.

Fig. 50 à 54. — *Listera ovata*. Gr. 640.

Fig. 50. Cellule mère pollinique avec son noyau au repos.

Fig. 51. Contraction et épaississement du filament.

Fig. 52. Segments chromatiques, avec le nucléole encore vivement colorable.

Fig. 53. La membrane nucléaire a disparu; chaque segment se contracte sur lui-même.

Fig. 54. Formation du fuseau et disposition des segments sur le trajet de ses fils.

Planche 3.

Fig. 55 à 67. — *Listera ovata*. Gr. 640.

Fig. 55. Plaque nucléaire commençant à se dédoubler.

Fig. 56. La séparation de ses deux moitiés est presque achevée.

Fig. 57. Les deux moitiés se dirigent vers les pôles, leurs bâtonnets ont la forme de V à branches courtes.

Fig. 58. Aspect de l'un des noyaux filles observé par le pôle, au stade de la figure précédente.

Fig. 59. Contraction aux pôles des branches des bâtonnets.

Fig. 60. Formation du peloton par soudure des extrémités.

Fig. 61. Noyaux filles, avec leur membrane, entre lesquels se sont multipliés les fils chromatiques destinés à se résorber.

Fig. 62. Les mêmes noyaux, après la résorption des fils connectifs.

Fig. 63. Noyau fille entrant en division et déjà privé de sa membrane.

Fig. 64. Plaques nucléaires des noyaux filles, vues par le côté et par le pôle.

Fig. 65. Noyaux filles, dont la division a eu lieu dans deux plans légèrement inclinés l'un sur l'autre.

Fig. 66. Aspect granuleux des branches avant la soudure par les bouts.

Fig. 67. Tétrade dont trois noyaux seulement sont visibles, quelque temps avant la formation des cloisons cellulosiques.

Fig. 68 à 80. — *Allium ursinum*. Gr. 700.

Fig. 68. Cellule mère pollinique avec noyau pourvu d'un nucléole et d'un filament composé de microsomes distincts.

Fig. 69. La segmentation a eu lieu ; le nucléole a disparu.

Fig. 70. Les huits segments épaissis ont soudé leurs moitiés déjà rapprochées l'une de l'autre dans la figure précédente.

Fig. 71. Fuseau nucléaire avec fils achromatiques peu nombreux.

Fig. 72. Disposition des bâtonnets chromatiques aux pôles.

Fig. 73 et 74. Formation du filament des noyaux filles.

Fig. 75. Segmentation du filament des noyaux filles. A gauche, les segments, vus par le pôle, tournent leur courbure vers le centre.

Fig. 76. Contraction des segments; apparition des fils achromatiques du fuseau.

Fig. 77. Plaque ou étoile nucléaire, vue par le pôle.

Fig. 78. Fuseau avec sa plaque nucléaire, vue par le côté.

Fig. 79. Arrivée au pôle des bâtonnets résultant de la division de la plaque.

Fig. 80. Noyaux d'une tétrade, peu de temps après la formation des cloisons cellulaires.

Fig. 81 à 83. — *Agapanthus umbellatus*. Gr. 640.

Fig. 81. Cellule mère de pollen avec noyau à l'état de repos, possédant un filament à replis peu serrés et un nucléole.

Fig. 82. Aspect du filament peu de temps après la segmentation totale.

Fig. 83. Fuseau avec sa plaque nucléaire.

Fig. 84 à 89. — *Tricyrtis hirta*. Gr. 640.

Fig. 84. Cellule mère pollinique avec noyau montrant un gros nucléole et des segments assez minces et rapprochant leurs moitiés.

Fig. 85. Plaque nucléaire dont les segments tournent leur angle vers le centre et leurs bouts libres vers la périphérie.

Fig. 86. Les deux moitiés de la plaque arrivées au pôle.

Fig. 87. Noyaux filles pourvus d'une membrane d'enveloppe, sur le point de se diviser à leur tour.

Fig. 88. Plaques nucléaires, vues dans deux directions opposées.

Fig. 89. Stade plus avancé que le précédent.

Planche 4.

Fig. 90 à 93. — *Lilium Martagon*. Gr. 800.

Fig. 90. Noyau d'endosperme sur la paroi du sac embryonnaire, avec replis nombreux et petits nucléoles.

Fig. 91. Le peloton chromatique étend ses replis dans divers sens.

Fig. 92. La membrane nucléaire a disparu; la segmentation du filament est achevée.

Fig. 93. Les segments épaissis commencent à s'orienter et à redresser leurs extrémités tournées vers les pôles

Fig. 94 à 104. — *Lilium Martagon*. Gr. 800.

Fig. 94. Plaque nucléaire offrant la disposition des segments.

Fig. 95. Plaque nucléaire volumineuse avec segments peu serrés.

Fig. 96. Les segments aplatis en rubans se montrent déjà formés de deux rangées parallèles de granulations accolées.

Fig. 97. Séparation longitudinale des deux moitiés de chaque segment, avec ncurvation dans des directions variables.

Fig. 98. Séparation des deux groupes avec orientation des bâtonnets vers les pôles.

Fig. 99. Les bâtonnets, disposés regulièrement côte à côte, tournent tous leur angle vers le pôle.

Fig. 100. Éloignement progressif des deux moitiés de la plaque d'un noyau volumineux.

Fig. 101. Les bâtonnets commencent à rétracter leurs branches aux pôles.

Fig. 102. La rétraction est plus avancée et accompagnée d'un rapprochement général de tous les bâtonnets.

Fig. 103. Peloton des noyaux filles. Les fils achromatiques augmentent de nombre.

Fig. 104. Deux noyaux presque adultes sur la paroi du sac; fils connectifs nombreux; plaque cellulaire transitoire avec accumulation du cytoplasme de chaque côté.

Fig. 105 à 111. — *Lilium candidum*. Gr. 750, pour les figures 105, 106, 107, 108, 110; et, pour les autres, 540.

Fig. 105. Noyau primaire du sac embryonnaire, avant les divisions qui fourniront l'appareil sexuel. Réseau bien visible.

Fig. 106. Contraction du filament du réseau; nucléoles en voie de disparition.

Fig. 107. Le filament, après la résorption des nucléoles, offre çà et là des microsomes plus volumineux que leurs voisins.

Fig. 108. Division du noyau primaire du sac embryonnaire : fuseau à fils achromatiques nombreux; plaque nucléaire étoilée formée de segments commençant à se dédoubler.

Fig. 109. Sac embryonnaire contenant deux noyaux en division dans deux places différentes et au même stade; celui du haut offre une plaque nucléaire moins riche en bâtonnets que celui du bas.

Fig. 110. Un des deux noyaux secondaires du sac embryonnaire au repos. Le filament peut être suivi facilement dans toute sa longueur; entre les replis écartés se trouvent plusieurs nucléoles.

Fig. 111. Sac embryonnaire présentant les mêmes stades en haut et en bas. Les deux noyaux du haut sont déjà très avancés dans leurs divisions; celui du bas, beaucoup plus riche en bâtonnets, n'est pas de la même génération que les deux précédents.

Planche 5.

Fig. 112. — *Tradescantia virginica*. Gr. 750.

Fig. 112. Noyau primaire du sac embryonnaire après la segmentation; les disques chromatiques des segments sont très visibles.

Fig. 113 à 120. — *Pedicularis sylvatica*. Gr. 750.

Fig. 113. Noyaux d'une cellule d'albumen au repos, avec réseau et petits nucléoles.

Fig. 114. Noyau d'albumen avec filament continu et gros nucléole.

Fig. 115. Contraction et épaississement du filament.

Fig. 116. Noyau après la disparition du nucléole et la segmentation du filament.

Fig. 117. Noyau après la disparition de la membrane nucléaire; le cytoplasme qui entoure les segments est formé de gros microsomes.

Fig. 118. Fuseau avec plaque nucléaire en voie d'orientation.

Fig. 119. Plaque nucléaire plus âgée.

Fig. 120. Les deux noyaux filles formés de bâtonnets chromatiques une fois plus minces que ceux de la plaque du noyau mère.

Fig. 121 à 130. — *Alstrœmeria Pelegrina.* Gr. 750.

Fig. 121. Noyau au repos d'une cellule du parenchyme de l'ovaire.

Fig. 122. Contraction et épaississement du filament.

Fig. 123. Plaque nucléaire montrant la disposition à l'équateur des bâtonnets aplatis et paraissant déjà doubles. Les fils achromatiques du fuseau sont peu visibles.

Fig. 124. Une autre plaque nucléaire un peu plus aplatie.

Fig. 125. La même, vue par le pôle.

Fig. 126. Plaque nucléaire, vue par le pôle à un stade un peu plus avancé et montrant le dédoublement longitudinal des bâtonnets.

Fig. 127. Dédoublement plus prononcé, vu par le pôle.

Fig. 128. Fuseau nucléaire après dédoublement longitudinal; quelques-uns des bâtonnets s'étendent jusqu'aux pôles.

Fig. 129. Séparation plus avancée des deux moitiés de la plaque nucléaire; orientation des bâtonnets courbés dans la direction des pôles.

Fig. 130. Séparation complète et arrivée aux pôles des deux moitiés de la plaque nucléaire.

Fig. 131 à 143. — *Lilium superbum.* Gr. 750.

Fig. 131. Noyau d'uue cellule du parenchyme de l'ovule, avec son riche réseau chromatique.

Fig. 132. Filament chromatique segmenté après disparition de la membrane nucléaire.

Fig. 133. Épaississement des segments peu de temps avant la formation du fuseau.

Fig. 134. Formation de la plaque nucléaire avec disposition des segments ou bâtonnets recourbés à l'équateur. Les fils achromatiques du fuseau sont peu nombreux.

Fig. 135. Plaque nucléaire avec plusieurs bâtonnets aplatis et sur le point de se dédoubler.

Fig. 136. Plaque nucléaire avec dédoublement plus avancé.

Fig. 137. Plaque nucléaire à un stade moins avancé que le précédent, vue par le pôle.

Fig. 138. Dédoublement longitudinal achevé.

Fig. 139. Une plaque nucléaire observée au même stade par le pôle.

Fig. 140. Orientation des moitiés des bâtonnets dans la direction des pôles.

Fig. 141. Séparation presque complète des deux groupes.
Fig. 142. Contraction des bâtonnets aux pôles, avant la soudure par les bouts.
Fig. 143. Filament reconstitué dans les noyaux filles; augmentation du nombre des fils achromatiques.

Fig. 144 à 150. — *Viola Koppii.* Gr. 750.

Fig. 144. Noyau d'albumen au repos, avec réseau chromatique délicat et gros nucléole.
Fig. 145. Peloton contracté autour du nucléole.
Fig. 146. Fuseau composé de nombreux fils achromatiques; les segments s'orientent pour former la plaque nucléaire.
Fig. 147. Aspect de la plaque nucléaire immédiatement avant sa division en deux moitiés.
Fig. 148. Orientation des bâtonnets recourbés dans chaque moitié de la plaque.
Fig. 149. Contraction des éléments chromatiques aux pôles.
Fig. 150. Noyaux filles avec membrane d'enveloppe, réseau filamenteux et petit nucléole.

Fig. 151 à 157. — *Clematis maritima.* Gr. 750.

Fig. 151. Noyau endospermique libre, entrant en division sur la paroi du sac embryonnaire; la membrane a déjà disparu.
Fig. 152. Orientation des segments dans la direction de l'axe du fuseau futur.
Fig. 153. Plaque nucléaire avec bâtonnets recourbés à l'équateur.
Fig. 154. Dédoublement longitudinal des bâtonnets.
Fig. 155. Rétraction vers l'équateur avant la séparation en deux groupes.
Fig. 156. Séparation presque complète des deux groupes.
Fig. 157. Un des noyaux filles entièrement constitué et parvenu à l'état de repos.

SUR

LE SUCRE QUE LES GRAINES CÈDENT A L'EAU

Par M. A. PERREY.

MM. Van Tieghem et Bonnier ont constaté (1) que les graines abandonnaient à l'eau des matières solubles, dont la proportion pouvait s'élever jusqu'à 3-6 pour 100 du poids des graines et qui renfermaient environ moitié de leur poids de sucre. Nous avons continué ces recherches sur les indications de M. Van Tieghem et à son laboratoire du Muséum.

Nos expériences ont porté sur le Lupin blanc, la Fève de Séville à longue cosse, le Haricot blanc de Soissons à rames, le Haricot rouge (de Prague ?). Parmi les substances que ces graines cèdent à l'eau, la matière sucrée nous a presque seule occupé. Nous l'avons dosée de la manière suivante :

Le liquide qui devait être soumis à l'analyse, ramené au volume de 50 centimètres cubes, était additionné de $2^{cc},5$ d'acide acétique cristallisable et soumis pendant une heure trente minutes en vase clos à l'action d'une température de 108 degrés. Dans ces conditions, les saccharoses sont interverties, la glycose ne subit pas d'altération, la dextrine n'éprouve point la saccharification (2). Une portion aliquote de la liqueur filtrée est versée dans un excès de liqueur de Fehling étendue et bouillante, et après deux minutes d'ébullition, le tout est jeté sur un filtre à plis de papier de Suède, lavé rapidement et sans discontinuité à l'eau bouillante. Le précipité calciné, humecté d'acide nitrique pur, puis calciné de nouveau, est pesé rapidement. Dans ce qui suit, et à moins de spécification contraire, les résultats numériques de nos analyses sont rapportés à

(1) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier, *Recherches sur la vie latente et la vie ralentie* (*Bull. de la Soc. bot.*, XXVII, p. 116, 1880).
(2) Müntz, *Ann. de l'Inst. agr.*, 1877-78.

10 grammes de graines prises dans l'état normal, et exprimés en glucose, c'est-à-dire qu'ils représentent les $0^{gr},453$ du poids trouvé de bioxyde de cuivre. Si nous rapportons nos résultats au poids initial de 10 grammes de graines, ce n'est que pour en faciliter la lecture; nous avons généralement opéré sur des poids beaucoup plus considérables et variant de 20 à 100 grammes.

Un même lot de graines, soumis pendant des périodes égales de temps à l'action d'égales quantités d'eau successivement renouvelées, ne leur cède qu'une faible fraction de la quantité totale de sucre qu'il renferme. Les quantités de sucre enlevées par les traitements successifs décroissent très rapidement et s'annulent bientôt.

I. — 10 grammes de Lupin (contenant un certain nombre de graines mortes) ont été reçus dans 112 grammes d'eau. Après 24 heures on a décanté l'eau, essuyé les graines. Elles avaient absorbé 12 grammes d'eau. On les a remises dans 100 centimètres cubes d'eau, qu'on a renouvelée 24 heures plus tard. Dans les trois périodes successives de 24 heures, les 10 grammes de Lupin ont abandonné 110, 40, 0 milligrammes de sucre.

II. — 10 grammes de Lupin (toutes graines germant promptement) ont été reçus dans 62 grammes d'eau. Après 24 heures, on a décanté, essuyé les graines. Elles avaient absorbé 12 grammes d'eau. On les a remises dans 50 centimètres cubes d'eau pendant 24 heures. Les quantités de sucre abandonnées dans les deux traitements ont été de 45 et 0 milligrammes.

III. — 10 grammes de Fève (toutes graines vivantes), traités trois jours de suite par 100 grammes d'eau (plus 12 gr. nécessaire à l'imbibition la première fois), ont abandonné successivement 68, 21, 0 milligrammes de sucre.

Si l'on reçoit dans une série de flacons renfermant la même quantité d'eau des poids égaux, même considérables (50 grammes), de graines de même espèce, triées, si l'on conserve les flacons ensemble pendant le même temps avec le soin

de les agiter simultanément et fréquemment, si l'on élimine tous ceux dans lesquels le tégument de quelque graine a pu éclater sous l'influence du gonflement, si en un mot on ne compare que des liqueurs obtenues dans des conditions identiques, on reconnaît que ces liqueurs renferment sous le même volume des quantités de sucre très inégales.

IV. — Ainsi, en 48 heures, deux lots de Lupin ont abandonné à l'eau l'un des traces, l'autre 140 milligrammes de sucre.

Les lots qui avaient abandonné le plus de sucre dans une série assez nombreuse d'expériences ayant paru être aussi ceux qui germaient le plus difficilement, on a été conduit à examiner les graines individuellement comme suit :

V. — 78 graines de Lupin ont été pesées séparément, reçues chacune dans un petit tube bouché avec vingt fois son poids d'eau ; au bout de 48 heures, les graines ont été remises chacune dans 20 fois son poids d'eau nouvelle, où elles sont restées 24 heures. Pendant la durée de l'expérience, les tubes ont été simultanément et fréquemment agités. Après 72 heures, les graines, portant les numéros d'ordre correspondant aux liqueurs d'où elles sortaient, ont été placées sur du sable humide et on les a laissées germer en notant le moment auquel la radicule perçait le tégument de chacune d'elles.

a) Dans les premières 12 heures, 12 graines ont levé ; *b*) dans les 48 heures suivantes, 15 graines ont levé ; *c*) 50 graines n'ont pas germé. Les liqueurs réunies du lot *a* renfermaient (par 10 grammes de graines) 53 milligrammes de sucre, celles du lot *b* 182 milligrammes, celles du lot *c* 331 milligrammes.

VI. — 24 graines de Fèves, pesées séparément, ont été reçues chacune dans un petit flacon bouché avec 11,2 pour 100 d'eau. Après 36 heures, les graines ont été mises au germoir (12 mai). *a*) 10 ont levé du 13 (matin) au 14 (soir) ; *b*) 6 ont levé du 16 (matin) au 17 (soir) ; *c*) 7 ont germé dans les deux ou trois jours suivants. Les liqueurs réunies du lot *a* renfermaient (par 10 grammes de graines) 49 milligrammes de sucre, cellesdu lot *b* 95 milligrammes, celles du lot *c* 128 milligrammes.

VII. — Une seconde expérience faite sur les graines de Fève a confirmé les résultats de la précédente.

VIII. — La même expérience a été répétée sur le Haricot rouge. 30 graines ont été traitées trois jours de suite par 15, 15, 10 fois leur poids d'eau. Mises au germoir le 4 juin : *a*) 6 avaient levé le 7; *b*) 8 avaient levé le 11 ; *c*) 6 ont levé plus tard ou n'ont pas levé. 10 graines ont été rejetées, l'éclatement du tégument ayant rendu les observations incertaines. Les liqueurs réunies du lot *a* renfermaient (par 10 grammes de graines) 33 milligrammes de sucre; celles du lot *b* 62 milligrammes; un accident a fait perdre le précipité d'oxydule fourni par celles du lot *c*; mais ce précipité était tellement abondant que nous n'avons pu avoir aucun doute sur le résultat de l'expérience.

Considérons deux graines qui, placées en même temps dans des conditions identiques de milieu extérieur, arrivent au même degré de développement, caractérisé dans le cas actuel avec une précision suffisante par la sortie de la radicule. Ce degré de développement correspond à un travail déterminé, accompli dans les graines à dater du moment où la vie s'y est manifestée. Si ce travail est accompli plus tôt dans une graine que dans l'autre, c'est ou bien que la manifestation de la vie a été plus hâtive, ou bien que l'activité vitale a été plus intense chez la première. L'une ou l'autre marche de l'évolution implique d'ailleurs chez la graine une aptitude acquise sous l'influence des circonstances antérieures et qu'elle possède avant toute manifestation de la vie. Et nous pouvons traduire les résultats des expériences V-VIII en disant : qu'une graine cède à l'eau une portion du ucre qu'elle renferme d'autant plus considérable, qu'en raison même de son aptitude individuelle il lui faut plus de temps pour que la vie se manifeste en elle, ou que l'activité vitale y est moins intense.

Retardons dans une graine la manifestation de la vie, ou réduisons la somme d'activité dépensée dans un temps donné

et nous verrons augmenter la quantité de sucre qu'elle abandonne à l'eau.

On a dans ce but mis les graines au contact de l'eau dans un flacon dont on enlevait immédiatement l'air à l'aide d'une pompe de Sprengel, ou bien on a employé le chloroforme, ou enfin on a abaissé la température de l'eau et des graines. Il est au moins difficile de dépouiller complètement et rapidement les graines de l'air qu'elles renferment, mais surtout nos expériences n'ont pas été faites dans des conditions assez rigoureusement comparables, à cause de l'irrégularité de composition des graines qui nous ont servi. Le chloroforme demande à être manié avec beaucoup de précautions. L'emploi d'une basse température nous a mieux servi.

IX. —10 grammes de Lupin, choisis dans un lot dont toutes les graines après une imbibition de 48 heures, germaient en 24 à 48 heures, ont été reçus dans un flacon avec 190 centimètres cubes d'eau préalablement refroidie. Ce flacon a été conservé dans la glace pendant toute la durée de l'expérience; sa température a été assez uniformément de 2 degrés centigrades. L'expérience, poursuivie pendant trois jours dans ces conditions, a été continuée ensuite à la température ordinaire pendant trois jours. Toutes les 24 heures, les graines étaient rapidement essuyées et pesées, et l'eau décantée remplacée à poids égal. Les liqueurs séparément analysées renfermaient es quantités de sucre suivantes :

DANS LA GLACE			A LA TEMPÉRATURE ORDINAIRE		
après 24 heures.	après 2 jours.	après 3 jours.	après 4 jours.	après 5 jours.	après 6 jours.
Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.
19,8	28,4	17,5	10,5	6,1	1,5

Tandis que des graines qui avaient séjourné dans l'eau à la température ordinaire pendant 12 à 48 heures, mises au germoir, levaient en 24 à 48 heures au plus tard, les graines de l'expérience précédente, après six heures d'imbibition, placées à côté des premières, ont subi un retard considérable dans leur développement.

Voici le nombre des graines levées (sur 124) après :

1 jour.	2 jours.	3 jours.	4 jours.	5 jours.	6 jours.	8 jours.	9 jours.	13 jours.
7	29	49	77	91	98	103	109	112

En outre, 8 graines, sur lesquelles l'allongement du germe n'a pu être constaté avec certitude, ont verdi par suite de la production de chlorophylle.

X. — La même expérience a été répétée en conservant le flacon cinq jours à la température de 2 degrés, trois jours à la température ordinaire. Les quantités de sucre cédées à l'eau ont été (par 10 grammes de graines) :

DANS LA GLACE					A LA TEMPÉRATURE ORDINAIRE		
après 1 jour.	après 2 jours.	après 3 jours.	après 4 jours.	après 5 jours.	après 6 jours.	après 7 jours.	après 8 jours.
Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.
19,3	27,9	17,3	13,2	3,5	0	0	0

Le même retard que dans l'expérience précédente a encore été observé dans la germination des graines.

Nombre de graines (sur 123) levées après :

1 jour.	2 jours.	3 jours.	4 jours.	6 jours.	7 jours.	8 jours.	11 jours.
12	22	35	58	70	82	95	111

En outre, 7 graines, sur lesquelles l'allongement du germe n'a pu être constaté avec certitude, ont verdi par suite de la production de chlorophylle.

XI. — 10 grammes de Lupin, conservés 24 heures dans l'eau (mêmes proportions que ci-dessus), à la température de 2 degrés, puis 24 heures à la température ordinaire, lui ont abandonné, le premier jour, 12^{mg},7, le deuxième jour, 22^{mg},7 de sucre.

XII. — 10 grammes de Lupin conservés 48 heures dans l'eau à 2 degrés (même proportion que ci-dessus non renouvelée) et 24 heures à la température ordinaire, lui ont abandonné : en 48 heures 33^{mg},9, pendant le troisième jour 10^{mg},6 de sucre.

Dans l'expérience XII, la germination a encore subi un

retard, mais beaucoup moins sensible que dans les expériences IX et X. Après deux jours, 21 graines (sur 116) n'avaient pas germé. Elles ont d'ailleurs germé les jours suivants.

XIII. — 10 grammes de Lupin provenant du même lotissement que les graines employées dans les expériences précédentes, conservés comparativement dans l'eau à la température ordinaire, lui ont cédé le premier jour $4^{mg},9$, le second jour 0 milligramme de sucre.

XIV. — La même expérience a été faite sur les Fèves additionnées de 11,2 p. d'eau le premier jour, de 10 p. les jours suivants et conservées cinq jours sous la glace, deux jours à la température ordinaire. Les quantités de sucre successivement exosmosées ont été (par 10 grammes de graines) :

DANS LA GLACE				A LA TEMPÉRATURE ORDINAIRE		
après 1 jour.	après 2 jours.	après 3 jours.	après 4 jours.	après 5 jours.	après 6 jours.	après 7 jours.
Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.	Milligr.
45,8	57,3	36,8	23,5	15,0	16,5	1,1

Sur 56 Fèves, 50 ont levé, 6 ont pourri au germoir. Il y a eu un retard dans la germination, mais nous n'en avons point pris note exacte : la germination de la Fève n'a pas eu d'ailleurs, dans nos expériences, la régularité de celle du Lupin.

Des expériences IX-XIV, il résulte que, pendant le temps qu'elles sont soumises à une basse température, les graines abandonnent à l'eau beaucoup plus de sucre qu'à la température ordinaire; qu'en outre, l'abaissement de température produit un effet durable, qui se continue quand la température s'est ultérieurement élevée.

D'où provient le retard apporté à la germination dans les expériences précédentes ? Il est possible qu'il soit dû à la perte d'une certaine quatité de sucre; mais nous n'avons point encore fait d'expériences à ce sujet.

Le refroidissement n'apporte pas seulement un retard dans la germination, mais aussi dans l'imbibition des graines. Le fait est connu, nous n'insisterons pas et ajouterons seulement

une observation : nous avons rencontré très rarement, tout au plus une fois sur 200, dans un des lots de Lupin dont nous nous sommes servi, des graines qui résistaient à un contact avec l'eau prolongé pendant un jour. Ces graines ne se gonflaient absolument pas et restaient dures et sonores. Lorsque nous avons conservé le Lupin dans l'eau à 2 degrés, le nombre de ces graines s'est élevé jusqu'à 12-15 pour 100 ; elles ont résisté à huit jours de mouillage, dont trois à la température ordinaire, et les dernières ne se sont gonflées qu'après un séjour de plus d'une semaine au germoir.

Revenons aux phénomènes de l'osmose des graines : 1° Leur intensité s'affaiblit rapidement à mesure que les circonstances extérieures favorisent le passage des graines de l'état de vie latente à l'état de vie manifestée ; 2° cette intensité est d'autant plus considérable que la graine possède en elle-même (en raison des circonstances antérieures) une moindre aptitude à passer du premier état au second ; 3° cette intensité augmente à mesure que les circonstances extérieures retardent le passage de la graine du premier état au second et ralentissent l'activité de la vie déjà manifestée.

La marche des phénomènes ne dépend point de la différenciation de structure de la graine, et doit être la même pour chaque cellule considérée isolément. Du moins c'est là une interprétation qui nous semble permise par l'expérience suivante :

XV. — Des graines de Fève ont été sciées en deux, perpendiculairement à leur plan de symétrie, un peu obliquement par rapport à leur longueur, de manière qu'une des deux moitiés de chaque graine renfermait le germe intact. Les moitiés qui renfermaient les germes ont formé le premier lot, les autres le deuxième. Les deux lots ont été soumis à l'action de l'eau (10 fois leur poids), renouvelée trois jours de suite. Ils lui ont abandonné les quantités de sucre ci-après :

	LOT I.	LOT II.
	Milligr.	Milligr.
Après 1 jour	284	311
— 2 jours	40	50
— 3 jours	0	0

Les germes se sont d'ailleurs ultérieurement développés à l'air.

Les choses doivent donc se passer dans chaque cellule en particulier comme dans la graine elle-même. Il est d'ailleurs possible qu'aussitôt que la vie se manifeste dans une cellule déterminée, le sucre cesse d'en sortir : l'imbibition des diverses cellules n'étant que successive, la continuité du phénomène observée sur la graine s'explique suffisamment. Il est possible aussi que la propriété dont jouit chaque cellule de céder du sucre au milieu extérieur décroisse progressivement à mesure que s'accroît son activité vitale.

Ainsi que l'on pouvait s'y attendre, lorsque l'on a fait agir sur la graine une température capable d'en arrêter la germination, elle a cédé à l'eau une quantité de sucre très considérable ; elle eût pu sans doute céder la totalité.

XVI. — Un lot de Haricots blancs de Soissons, a été maintenu à la température de 100-102 degrés pendant 20 heures, puis soumis à l'action de 11,2 p. d'eau pendant 48 heures, comparativement avec un lot de graines normales. Le premier a abandonné à l'eau 425 milligrammes de sucre, pendant que le second n'en abandonnait que 54 milligrammes.

XVII. — Si l'on déchire les cellules par le broyage, le même résultat est obtenu. Ainsi, des graines de Lupin imbibées, et qui n'avaient cédé à l'eau que des traces de sucre, broyées longtemps avec du sable, ont abandonné en 48 heures, à 20 fois leur poids d'eau, 485 milligrammes de sucre (par 10 grammes).

Il paraît devoir résulter des faits exposés qu'une graine qui a d'ailleurs conservé sa provision de sucre intacte, une fois que la germination sera avancée, ne laissera plus exosmoser de sucre. C'est ce qu'ont confirmé plusieurs expériences faites à la température ordinaire sur des graines de Fève, depuis le moment où la radicule perçait le tégument, jusqu'au moment où elle avait atteint une longueur d'environ 15 millimètres.

XVIII. — Un lot de 40 grammes de Fèves a été reçu dans un flacon ouvert avec 48 grammes d'eau. Cette eau absorbée, on a maintenu les graines humectées jusqu'à ce que la radicule

eût acquis une longueur de 5-15 millimètres. On a versé alors dans le flacon 250 grammes d'eau. Celle-ci, 24 heures plus tard, ne renfermait pas trace de sucre.

Mais on doit admettre que pendant l'absorption de l'eau, une certaine quantité de sucre est sortie ; elle a donc été réabsorbée par les graines.

XIX. — 64 graines de Fève, pesant 120 grammes, ont été reçues dans un flacon avec 190 grammes d'eau. 8 heures après, on décante l'eau, il y en a 86 centimètres cubes, sans compter celle qui mouille les graines et les parois du flacon, soit approximativement 100 centimètres cubes en tout. On en prélève 50 centimètres cubes, qui donnent à l'analyse 420 milligrammes de sucre. On remet le reste sur les Fèves. Au bout de quatre jours, quelques gouttes d'eau étant remises de temps à autre dans le flacon, la radicule a percé le tégument de 49 graines (poids sec = 91gr,2) ; on enlève les autres. Sur les graines germées, dans le même flacon (pour ne rien perdre), on verse 900 grammes d'eau, et après 24 heures de contact avec agitation, on recherche le sucre sur 400 centimètres cubes de liqueur. On n'en trouve pas trace.

XX. — On a reçu dans un flacon 50 grammes de graines de Fève, 60 grammes d'eau, 250 milligrammes de sucre de canne. Au bout de trois jours, la totalité de la liqueur étant absorbée, la radicule ayant percé le tégument de 23 graines (sur 29), on a versé dans le flacon 250 centimètres cubes d'eau 24 heures après, cette eau a été décantée et analysée. Elle ne renfermait que 8 milligrammes de sucre.

Ainsi, non seulement la Fève dont la germination est assez avancée n'abandonne point de sucre à l'eau, mais elle en absorbe avec l'eau d'imbibition une quantité relativement considérable.

Or les expériences faites avec le Lupin ne nous ont point donné les mêmes résultats.

XXI. — 10 grammes de Lupin, imbibés de 13 grammes d'eau, ont presque complètement levé en 18 heures, complète-

ment en 48 heures. On ajoute alors 50 grammes d'eau. Après 24 heures, les graines ont cédé à l'eau 6^{mg},3 de sucre.

XXII. — Un lot de Lupin qui avait subi deux traitements par l'eau, de 24 heures chacun, et ne devait plus rien lui céder, a été mis au germoir. Voici les quantités de sucre perdues par 10 grammes (poids sec) de graines levées :

(*a*) Après 24 heures de germination, 24 heures d'exosmose dans 100 grammes d'eau, sucre = 0 ou traces

		Grammes.	Milligr.
(*b*) Après 48 heures.	1er traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	22
	2e traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	18
(*c*) Après 4 jours..	1er traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	28
	2e traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	50
(*d*) Après 7 jours..	1er traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	22,5
	2e traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	18,5
	3e traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	0,0
	4e traitement (24 heures,	100 d'eau) sucre =	0,0
(*e*) Après 13 jours.	1er traitement (24 heures,	200 d'eau) sucre =	22
	2e traitement (24 heures,	200 d'eau) sucre =	10

XXIII. — 10 grammes de graines de Lupin, qui avaient subi un traitement par l'eau (24 heures) et n'avaient donné que des traces de sucre, séjournent 24 heures au germoir; toutes les graines ayant levé, on traite par l'eau (48 heures) 100 grammes. Le vide a été fait dans le flacon au début de l'expérience. Sucre = 39 milligrammes.

XXIV. — 10 grammes de Lupin simplement imbibé sont mis au germoir. Après quatre à cinq jours, la radicule ayant environ deux fois la longueur de la graine, on traite par 100 grammes d'eau pendant 48 heures. Sucre = 63 milligrammes.

Il est donc parfaitement certain que des graines de Lupin, qu'elles aient été simplement imbibées ou qu'elles aient séjourné dans l'eau, exosmosent du sucre quand leur germination est suffisamment avancée. Il semble en outre qu'à dater de la sortie de la radicule, la quantité de sucre exosmosée aille croissant pendant quelques jours, à mesure que la germination avance (XXII *a*, *b*, *c*, et XXIV), pour décroître ensuite (XX *d*, *e*). Les résultats obtenus avec la Fève sont difficiles à concilier avec ceux-ci. Il est possible que la différence obser-

vée tienne à ce qu'une asphyxie partielle du Lupin se soit produite dans les conditions où nous l'avons placé. Toutes les graines n'exigent pas la même quantité d'air pendant la germination ; une même graine n'en exige pas la même quantité pendant toutes les phases de ce phénomène, et si le Lupin est plus exigeant que la Fève sous ce rapport, la sortie du sucre pourrait bien tenir à un ralentissement de l'activité vitale. De fait, dans l'expérience XXIII, où la quantité de sucre est plus considérable que ne comporte la progression des expériences XXII, on avait fait usage d'eau bouillie et extrait l'air du flacon. D'autre part, si l'asphyxie était la cause de la sortie du sucre dans toutes ces expériences, il semble que le second traitement par l'eau devrait en enlever plus que le premier.

Nous n'avons pas recherché séparément la glycose et la saccharose. (On sait que le Lupin renferme une saccharose spéciale.) Un lot de Fèves n'a pas cédé de glycose à l'alcool, un autre lot en a abandonné dans les premiers produits d'exosmose. Parmi les échantillons de Lupin, les uns n'ont point cédé de glycose à l'eau, les autres en ont cédé des proportions variables ; le sucre abandonné par les graines du lot *c* de l'expérience V, c'est-à-dire par les graines qui n'ont pas germé, en renfermait 50 pour 100, et dans les expériences XXII les produits successivement exosmosés ont présenté à ce point de vue une composition variable :

			Grammes.		Milligr.
Lot (*a*).....................		Glycose =	0,0....	Extrait sec =	4
Lot (*b*)...	1er traitement...	Glycose =	0,0....	Extrait sec =	52
	2e traitement...	Glycose =	0,0....	Extrait sec =	60
Lot (*c*)...	1er traitement...	Glycose =	8,3....	Extrait sec =	74
	2e traitement...	Glycose =	3,3....	Extrait sec =	131
Lot (*d*)...	1er traitement...	Glycose =	18,0....	Extrait sec =	80
	2e traitement...	Glycose =	12,6....	Extrait sec =	83
	3e traitement...............		0,0....	Extrait sec =	136
	4e traitement...............		0,0....	Extrait sec =	625

Dans un certain nombre d'expériences, les graines dépouillées de leur tégument ont abandonné beaucoup plus de sucre à l'eau que les graines entières. Ainsi deux lots de Lupin,

l'un composé de graines entières, l'autre de graines nues, ont, dans des conditions d'ailleurs identiques, abandonné à l'eau le premier 504 milligrammes, le deuxième 148 milligrammes de sucre. Nous pourrions rapporter trois ou quatre expériences semblables, mais l'homogénéité des lotissements est si incertaine que ce genre d'expériences nous paraît peu concluant. Nous avons cherché à tirer des conclusions plus certaines de la comparaison des produits successifs d'exosmose d'un même lot, étudiés dans des conditions spéciales.

XXV. — Deux lots de Haricots ont été conservés chacun dans 10 parties d'eau pendant vingt-quatre heures, avec agitations fréquentes. Ils ont abandonné le premier 47^{mg},3, le deuxième 53^{mg},6 de sucre.

Leur imbibition était sensiblement la même. On a enlevé les téguments des graines du premier lot, on a remis les deux lots dans les mêmes quantités d'eau, on a agité fréquemment pendant vingt-quatre heures ; cette fois le premier lot a abandonné 68^{mg},9, et le deuxième 46^{mg},3 de sucre, c'est-à-dire que la quantité de sucre exosmosée par le premier lot a augmenté dans la proportion de $\frac{1.45}{1}$, tandis que la quantité exosmosée par le second a diminué dans le rapport $\frac{0.86}{1}$. Il en résulte que sur 17 milligrammes de sucre qui passeraient dans la liqueur dans un temps donné, le tégument empêche qu'il en passe plus de 10 $\left(\frac{1.45}{0.86} = \frac{17}{10}\right)$. Mais ce rapport n'est admissible que dans les conditions spéciales pour lesquelles il a été déterminé, et l'action retardatrice du tégument doit être d'autant plus considérable que la graine tend à exosmoser davantage, plus considérable par conséquent pour une même graine dans les premières heures de contact avec l'eau, plus considérable aussi pour une graine lente à germer que pour une graine capable de germer promptement.

NOUVELLES OBSERVATIONS

SUR LA

FLORE FOSSILE DE MOGI

DANS LE JAPON MÉRIDIONAL

Par M. le marquis de SAPORTA.

C'est à ma sollicitation et avec l'intention bienveillante de faire connaître aux lecteurs français les travaux paléophytologiques de M. A. Nathorst, que mon fils inséra, dans la livraison parue en mars dernier des *Annales*, une courte analyse des *Généralités* dont l'auteur scandinave a fait précéder sa description des espèces de Mogi. Ces généralités comprennent au plus une trentaine de pages du texte suédois, que mon fils eut soin de traduire, avant d'en résumer la substance. Il est vrai que, frappé de mon côté du rapport que présentaient quelques-uns des points abordés par M. A. Nathorst avec mes propres études sur la flore fossile européenne, j'ajoutai trois notes ou, pour mieux dire, trois réflexions qui paraissent, à l'encontre du but que je me proposais, avoir choqué le savant auquel je voulais rendre hommage, tout en gardant cette liberté d'appréciation qui n'a rien de commun avec l'esprit de dénigrement. M. A. Nathorst attribue à des inexactitudes du traducteur et à la connaissance imparfaite qu'aurait celui-ci de l'idiome du Nord les erreurs qu'il me reproche et que je suis loin pourtant d'avouer. J'ai donc à me justifier ici de trois griefs très différents et qu'il me faut bien repousser successivement : les défauts présumés de la traduction, les infidélités du résumé analytique, enfin le sens et la portée de mes notes.

J'ai peu à dire sur la traduction elle-même. M. A. Nathorst ne relève aucun contre-sens dans les courts passages textuellement insérés et placés entre guillemets ; pourquoi en supposer

gratuitement dans ceux qui sont restés inédits? Mon fils a mis beaucoup de complaisance à exécuter ce petit travail, qui sort du cercle habituel de ses études, et les phrases rendues littéralement ne sont pas tellement fautives que Nordenskiöld, juge compétent, puisqu'il s'agit du recueil des « résultats scientifiques de l'expédition de la *Véga* », ait hésité à le féliciter d'avoir si bien réussi (1).

Le résumé analytique est-il infidèle? Prête-t-il à l'auteur des vues qui lui soient étrangères? Sans doute l'analyste doit s'en abstenir avec soin; mais il abrège, il ne saurait non plus entrer dans tous les développements de l'original; il y renvoie et d'ailleurs lui-même s'exprime parfois en son propre nom. C'est ce que ne semble pas avoir compris M. Nathorst, qui parle de sa langue, non pas seulement comme grammaticalement difficile et peu répandue en France, mais presque comme s'il s'agissait d'un texte hébraïque ou d'une inscription cunéiforme. En réalité, le suédois n'a rien d'inabordable et ses nuances mêmes sont saisissables à qui les interroge patiemment. Quoi qu'il en soit, l'analyste était fondé dans le cas présent à ne pas considérer comme péremptoire l'hypothèse adoptée par Nathorst de la jonction récente du Japon avec les îles Liou-Kiou et les Philippines, avec la Corée et Formose. Les passages allégués et qu'on reproche à mon fils de n'avoir pas traduits sont-ils réellement de nature à démontrer l'existence d'une oscillation aussi considérable que l'exhaussement de 100 brasses anglaises d'une mer étendue, dans un âge aussi rapproché du nôtre que le quaternaire, et cela pour expliquer le retour sur le sol japonais de certains types tropicaux précédemment exclus. Mais qui nous affirme, même en admettant des modifications dans le relief des terres, que ces mêmes types aient

(1) Voici le passage d'une lettre de M. Nordenskiöld, en date du 20 avril 1883 : « ... Mon ami Nathorst m'a remis votre agréable missive qui m'a trouvé encore ici, car je n'entreprendrai ma nouvelle expédition au Groënland qu'à la fin du mois prochain. Cela a été un plaisir pour moi d'apprendre que M. votre fils s'est donné à l'étude de la langue suédoise qui intéresse si peu les étrangers. J'ai reçu son intéressante traduction de la flore fossile du Japon et je le félicite de l'avoir si bien faite. »

jamais été entièrement éliminés de cette région aujourd'hui et peut-être depuis longtemps insulaire. Dans le cours du passé, je suis disposé à le croire, le Japon a été sans doute et à plusieurs reprises réuni au continent, ou bien il a occupé une étendue plus vaste que de nos jours; mais enfin, ce sont là des mouvements qui demeurent problématiques, dès qu'il s'agit de les préciser, puisqu'en Europe, après tant de recherches, il est si difficile de définir et de classer ces mêmes mouvements, je ne dis pas en s'adressant aux âges les plus reculés, mais en se plaçant dans la période la plus voisine de la nôtre.

M. Nathorst hésite lui-même dans ses tendances. La note qu'il transcrit ne concorde pas à cet égard avec son texte. Celui-ci parle d'une extension possible du Japon méridional au fond de la mer, extension attestée par le prolongement de gisements de houille. Mais il se trouve, de l'aveu de l'auteur, que ces gisements n'ont rien de commun avec les couches de Mogi : ils appartiendraient à la craie et l'extension continentale invoquée aurait été, par cela même, de beaucoup antérieure. Rien n'est donc prouvé à cet égard. Nul ne conteste, je le répète, que l'archipel japonais ait pu être soudé au continent asiatique, mais s'il est question, à propos de cette soudure, de désigner une époque particulière, spécialement le quaternaire, nous retombons aussitôt dans l'hypothèse pure, hypothèse qui ne saurait être invoquée comme indispensable, puisque les types subtropicaux du Japon méridional sont en réalité anciens et qu'ils ont pu fort bien ne plus quitter le pays après une première introduction dont il est raisonnable de faire remonter la date à la première moitié des temps tertiaires. M. Heer a toujours considéré entre autres les *Cinnamomum polymorphum* et *Scheuchzeri*, si fréquents et si caractéristiques dans tout le miocène, comme de simples nuances du *Camphora officinarum* Bauh. et du *Cinnamomum pedunculatum* Thbg., dont ils représenteraient les prototypes tertiaires soit en Europe, soit ailleurs. Ces éléments miocènes subtropicaux auraient-ils quitté une première fois le sol japonais pour y revenir ensuite, de telle sorte qu'il faille marquer la route qu'ils auraient parcourue? C'est d'au-

tant moins possible que, grâce aux explorations de Nordenskiöld, nous venons à peine d'obtenir les premiers indices des évolutions de l'ancienne flore japonaise, et que, loin d'être clairs et décisifs, leur caractère propre et l'âge même auxquels ils se rapportent demeurent sensiblement indéterminés. Cette élimination présumée de certains types, basée sur l'étude de la seule localité de Mogi, M. Nathorst ne saurait lui-même l'appuyer sur ses propres recherches, puisqu'en définitive, sous le nom de *Lindera* (?) sp. (p. 175, pl. XI, fig. 4) il décrit et figure une feuille dont les caractères visibles annoncent une Laurinée triplinerve, assimilable au *Cinnamomum Camphora* Nees. Or, en pareil cas, il suffit d'un seul vestige pour anéantir toutes les suppositions contraires ; la présence d'un type subtropical avéré constituant un argument affirmatif sans réplique en faveur de l'élévation présumée de l'ancien climat.

Ces considérations justifient pleinement les doutes et la réserve du traducteur; l'insertion textuelle de la note de M. Nathorst n'y aurait rien changé ; c'est toujours en effet le même cercle vicieux : un affaissement a dû avoir lieu ; pourquoi n'aurait-il pas été postérieur au dépôt des couches de Mogi ? Ce n'est pas impossible et c'est en rapport avec la marche « présumée » de la végétation japonaise. — Je vois là des présomptions ajoutées à d'autres présomptions ; si elles n'ont rien d'absolument invraisemblable, rien n'oblige non plus l'auteur d'un résumé succinct de les adopter au risque d'être dénoncé comme ayant rédigé une analyse infidèle.

Le traducteur s'est-il totalement mépris sur le sens du texte suédois en écrivant le paragraphe suivant : « D'après une curieuse hypothèse de l'auteur suédois, les plantes de la période glaciaire se seraient déplacées en traversant le désert de Gobi, alors moins désolé par la sécheresse, et elles auraient ensuite escaladé les monts Himalaya. La chaleur serait revenue ; toute végétation aurait plus tard disparu des vastes solitudes du plateau central de l'Asie ; mais, à l'heure qu'il est, on trouve au nord de l'Inde des formes analogues à celles qu'on a recueillies dans les gisements fossiles de Mogi. Telles sont du moins

les conclusions, en partie hasardées, auxquelles arrive M. Nathorst en s'appuyant sur l'opinion d'Engler. Les remarques que susciterait l'examen de ces idées nous entraîneraient trop loin ; nous les formulons ici sans les adopter, ni les garantir. »

Pour juger équitablement les phrases qui précèdent, il faut bien transcrire et par conséquent traduire littéralement le passage suédois qu'elles ont pour but de résumer. On reconnaîtra sans peine en le lisant que les réserves de l'auteur scandinave ne sont pas tellement explicites qu'il ne mette en avant une hypothèse selon laquelle des espèces cheminant du nord au sud et traversant ou longeant (ce qui revient au même) le désert de Gobi auraient pu gagner l'Himalaya et en escalader les pentes, en se mêlant à la flore alpine de cette chaîne, sous l'influence d'un abaissement calorique coïncidant avec la période glaciaire. Le traducteur n'a pas voulu dire autre chose. En résumant, il n'est pas entré dans les développements de l'auteur, mais il s'est contenté d'insister sur le point principal de son hypothèse : Les conclusions qu'a mentionnées celui-ci, ont a ses yeux quelque chose de hasardé ; les remarques que susciteraient les idées de Nathorst entraîneraient trop loin. Le traducteur les formule, sans les adopter ni les garantir. N'est-ce pas en effet son droit ? Le lecteur en jugera, puisqu'il aura sous les yeux les termes exacts dont l'auteur suédois s'est servi :

« La flore de Mogi serait peut-être aussi de nature à jeter indirectement de la clarté sur certaines questions relatives à la distribution géographique des plantes de l'Himalaya. L'Himalaya possède en effet une proportion restreinte de types de la zone tempérée américaine. Ainsi que l'a fait voir Engler, il y aurait quelque probabilité à admettre que ces types eussent cheminé, à partir des alentours du détroit de Behring, à l'aide des montagnes qui de la région de l'Amour s'étendent dans la direction du sud-ouest le long (ou à proximité) du désert de Gobi. Actuellement, une pareille émigration serait irréalisable à cause de la sécheresse du climat, et Engler suppose en conséquence que le fait se serait produit jadis, alors que Gobi, comme l'a démontré Richthofen, constituait une grande mer

intérieure et que le climat, à raison de cette circonstance, n'opposait aucun obstacle à l'exode des végétaux en question et à leur marche le long des montagnes. Il est certain toutefois que le même abaissement de température qui, à l'époque du dépôt des couches de Mogi, écarta du Japon les végétaux d'affinité subtropicale, dut se faire également sentir sur le continent asiatique, et, comme l'un des effets de ce phénomène aurait été de faciliter aux végétaux sortis des régions tempérées l'accès des plaines inférieures, cette circonstance aurait sûrement favorisé la marche des formes que nous avons en vue, en leur permettant d'accomplir leur émigration soit au moment précis de l'abaissement climatérique, soit un peu après. En d'autres termes, immédiatement avant ou même pendant la période glaciaire, la flore de la région du fleuve Amour aurait émigré vers le sud et, contemporainement, la flore tempérée de l'Himalaya s'abaissait à un niveau inférieur sur le flanc nord de cette chaîne, de manière à diminuer la distance entre les deux flores (venant ainsi à la rencontre l'une de l'autre). De même que les flores arctique et alpine ont pu à un moment donné se mêler l'une à l'autre à travers les plaines de l'Europe, de même aussi les flores tempérées des régions de l'Amour et de l'Himalaya ont eu la possibilité de communiquer entre elles, au moins à l'époque glaciaire. Et de même qu'une portion des espèces alpines européennes peuvent être arctiques d'origine, bien que maintenant elles soient restreintes au sommet des Alpes, de même, par un semblable phénomène, les formes américaines, maintenant limitées en Asie à l'Himalaya, auront très bien pu jadis se rencontrer dans la région de l'Amour. En développant cette hypothèse je ne prétends pas soutenir cependant que l'émigration aurait coïncidé précisément avec l'époque glaciaire ; mon idée est uniquement de montrer que les faits ont pu très vraisemblablement se passer ainsi. »

Assurément la page est intéressante, c'est bien là une curieuse hypothèse ; mais en France où les hypothèses, même appuyées d'un commencement de preuves, ont tant de peine

à se faire accueillir, est-ce méconnaître un auteur que d'analyser les opinions qui précèdent, en quelques lignes, sans les adopter ni les garantir?

Laissons le traducteur et l'analyste, pour en venir aux notes incriminées, et par elles à la flore de Mogi examinée en elle-même. Elle en vaut la peine, et d'ailleurs cet examen nous conduira ensuite par voie de comparaison à des considérations applicables à l'Europe dont les plantes fossiles, lors de la première moitié du pliocène, sont loin d'être sans rapport avec celles de l'archipel japonais et des couches de Mogi en particulier.

Mais avant tout il faut déblayer le terrain d'une première accusation, celle d'avoir méconnu les droits de priorité de M. Asa Gray, notre éminent confrère à l'Académie des sciences, dont les travaux et les vues sur la distribution des plantes d'Amérique ont une si grande portée. Qu'ai-je avancé à son égard qui puisse avoir l'apparence de les méconnaître et de les contester? J'ai dit simplement: « Asa Gray n'est pas le seul botaniste qui se soit préoccupé d'expliquer la présence d'espèces et de genres disjoints, disséminés à travers la zone tempérée boréale et dans les deux continents, à l'aide d'émigrations venues du pôle..... » Oui, je maintiens ce que j'ai voulu dire: il y a eu, en France et ailleurs, d'autres botanistes que ces idées ont préoccupés et qui les ont exposées, et ces botanistes ne l'ont pas fait par suite d'une entente mutuelle, ni sous une impulsion unique. Ils sont arrivés à concevoir et à développer des idées analogues à celles que M. Asa Gray avait émises en Amérique et dans sa langue; y a-t-il eu présomption de ma part à le rappeler? En tous cas, c'était une question de fait et non de priorité, et c'est bien ce qui ressort de la phrase elle-même, comprise dans son sens le plus naturel.

Je pourrais reprendre ainsi les deux notes suivantes et faire voir en quelques lignes qu'elles mentionnent uniquement des faits relatifs au Hêtre pliocène d'Europe, que je mets en parallèle avec celui du Japon, et le *Fagus ferruginea* Ait. d'Amérique, et enfin au *Cycas Johnstrupi* Hr. dont il m'a paru

intéressant de mentionner la récente découverte dans la craie du Groënland et qui représente en effet l'ancêtre direct du *Cycas* actuel du Japon, *C. revoluta* Thbg. Est-ce « m'inscrire en faux » que de discuter une question assurément controversable, comme je vais le faire voir? J'ai insisté sur le Hêtre, parce qu'en effet cette forme est la principale et la mieux caractérisée de celles qui composent la flore de Mogi; mais loin de parler du Hêtre seul, j'ai dit « le Hêtre et la flore qui l'accompagne » et j'ai fait allusion à l'extension accidentelle possible de cette flore au delà de ses limites actuelles. Qu'y aurait-il là d'étrange, ni de contraire à une foule d'observations semblables faites en Europe? Kiousiou est-il si loin de Nippon? Les associations végétales n'ont-elles pas varié d'aspect et de signification à bien des reprises, dans le cours entier du tertiaire en Europe? Voit-on maintenant quelque part sur notre sol des Bouleaux, des Hêtres, des Planères, des Trembles, des Érables du type *opulifolium*, des Tilleuls proches alliés de nos Tilleuls indigènes associés à des *Laurus*, à des *Persea*, à des *Cinnamomum?* C'est ce que l'on constate pourtant, non pas sur un seul point, mais dans un grand nombre de localités tertiaires, notamment dans le gisement de la Cerdagne, récemment exploré par M. Rérolles. Le fait est visible à Sinigaglia, en Italie, sur l'horizon des couches à Congéries. Dans les cinérites du Cantal, c'est avec le *Smilax mauritanica* que le Hêtre pliocène et le Tremble se trouvent en rapport; et ce Hêtre, nous le prouverons, ressemble, malgré la distance, à celui de Mogi. Tous deux, comme l'a fait ressortir M. Nathorst lui-même, se rapprochent plus sensiblement du *Fagus ferruginea* que des Hêtres actuels d'Europe et du Japon (*Fagus sylvatica* L. et *F. Sieboldii* Endl.). Il y a là un fait qui a dû me frapper, tellement il a de portée, et ce n'est pas sans raison que j'ai insisté sur la présence et l'abondance du Hêtre dans la flore fossile de Mogi.

Ailleurs, comme à Schossnitz, même avant la terminaison du miocène, des Bouleaux du type de notre *Betula alba*, des Ormes, des Érables, n'excluent pas les *Callitris* et *Libocedrus*.

A Meximieux, le *Populus alba*, l'*Acer opulifolium* presque sans aucune nuance différentielle, admettent à côté d'eux les *Laurus*, les *Phœbe*, les *Oreodaphne* et *Persea*. Il existe donc des exemples qui montrent la possibilité, dans un temps antérieur au nôtre, de combinaisons végétales et d'associations d'espèces vivant en commun et constituant des ensembles différents de ceux auxquels nos yeux sont accoutumés. C'est pour cela qu'à mon sens la flore de Mogi, isolée et incomplète en dépit de sa richesse relative, exige un examen spécial et une revision attentive des éléments qui la composent.

D'après M. Nathorst, cette flore, dans son état actuel, comprendrait en tout 70 espèces; mais il faut immédiatement retrancher de ce premier nombre 19 *Phyllites* qui se rapportent à des fragments de feuilles non susceptibles, de l'aveu de l'auteur, d'être déterminés génériquement. Parmi ces derniers, je ne vois que le seul *Phyllites cissoides* Nath. (pl. IX, fig. 21) dont la ressemblance avec le *Vitis flexuosa* Thbg. soit assez frappante pour autoriser un rapprochement direct avec un groupe spécial, celui des Ampélidées.

Ces retranchements inévitables réduisent le nombre des espèces déterminées de Mogi à 52; mais il s'en faut que ces 52 espèces présentent toutes la même sûreté de définition, ni qu'elles puissent être invoquées au même titre, dès qu'il s'agit de l'appréciation des éléments de l'ancienne végétation.

Le *Taxites*, de l'aveu même de M. Nathorst, pourrait être aussi bien un *Sequoia* qu'une Taxinée. Le *Salix* et le *Betula* sont douteux même génériquement.

Je laisserai de côté, comme n'offrant que de faibles garanties de détermination : le *Carpinus stenophylla* (pl. VI, fig. 16) qui se distingue mal du *C. subcordata*, l'*Aphananthe viburnifolia* (pl. IX, fig. 2), simple fragment qui peut tout aussi bien dénoter un *Viburnum* qu'un *Aphananthe*, le *Deutzia scabra* Thbg. *fossilis* Nath. (pl. X, fig. 10) dont l'exemplaire unique ne semble pas concorder par le mode de dentelure avec l'espèce actuelle de ce nom, le *Prunus* sp. (pl. XIV, fig. 8), fragment trop incomplet pour qu'il en soit tenu compte, le *Cydonia*

chloranthoides Nath. (pl. X, fig. 7), fragment très imparfaitement caractérisé, le *Meliosma Myriantha* S. et Z. (pl. VI, fig. 17) qu'on ne saurait distinguer d'un *Quercus* ou d'un *Fagus*. — Enfin, je suis amené, à en juger par l'extrême analogie des figures respectives, à proposer la réunion en une seule espèce de l'*Acanthopanax acerifolium* (pl. XI, fig. 5 et pl. XII, fig. 1-2) et du *Liquidambar formosana* Hance *fossilis* Nath. (pl. XI, fig. 6-9), tellement, de part et d'autre, les caractères de forme, de dimension et de dentelure, paraissent identiques (1).

Ainsi réduite et interprétée, la liste des espèces de Mogi donne lieu au tableau suivant :

TABLEAU RECTIFIÉ DE LA FLORE FOSSILE DE MOGI.

ESPÈCES DE MOGI.	ESPÈCES FOSSILES D'EUROPE IDENTIQUES OU CORRESPONDANTES.	ESPÈCES ACTUELLES IDENTIQUES OU CORRESPONDANTES.
1. *Bambusa* Sp.	*Bambusa lugdunensis* Sap.	*Bambusa* et *Arundinaria*, Sp. — Japon.
2. *Carpinus subcordata* Nath.	*Carpinus suborientalis* Sap.	*Carpinus cordata* Bl. — Nippon, forêts montagneuses.
3. *Ostrya virginica* Wild. *fossilis* Nath.	*Ostryæ* sp.	*Ostrya virginica* Wild.— Amérique, Nippon, Yeso.
4. *Fagus ferruginea* Ait. *fossilis* Nath.	*Fagus pliocenica* Sap.	*Fagus ferruginea* Ait. N. Amérique. — Yéso?
5. *Quercus Stunbergi* Nath.	*Quercus Oreadum* Sap.	*Quercus glauca* Thbg. — Kiou-Siou et Nippon.
6. *Zelkova Keakii* Sieb. *fossilis* Nath.	*Zelkova Ungeri* Ett.	*Zelkova Keaki* Sieb. — Japon.
7. *Ulmus campestris* Sm. *fossilis* Nath.	{ *Ulmus palæomontana* Sap. *Ulmus quadrans* Gæpp. }	{ *Ulmus campestris* Sm. var. *lævis* Planch. — Nippon, Yéso, région de l'Amour. }
8. *Celtis Nordenskiöldi* Nath.	*Celtis trachytica* Ett.	{ *Celtis Tournefortii* Lam. *Celtis caucasica* Wild. }
9. *Lindera sericea* Bl. *fossilis* Nath.	*Lindera latifolia* Sap.	*Lindera sericea* Bl. — Japon, Yéso.
10. *Cinnamomum Camphora?* Nees *fossilis* Nath.	*Cinnamomum polymorphum* Hr.	*Cinnamomum Camphora* Nees. — Japon.

(1) Je néglige de plus trois espèces mentionnées, mais indéterminées faute de caractères suffisants.

ESPÈCES DE MOGI.	ESPÈCES FOSSILES D'EUROPE IDENTIQUES OU CORRESPONDANTES.	ESPÈCES ACTUELLES IDENTIQUES OU CORRESPONDANTES.
11. *Styrax Obassia* S. et Z. *fossilis* Nath..	....	*Styrax Obassia* S. et Z. — Nippon.
12. *Styrax japonicum* S. et Z. *fossilis* Nath.	....	*Styrax japonicum* S. et Z. — Nippon et Kiou-Siou.
13. *Diospyros Nordqvisti* Nath.............	*Diospyros protolotus* Sap. et Mar.........	*Diospyros lotus* L. *Diospyros Kaki* L. — Nippon et Kiou-Siou.
14. *Clethra Maximoviczi* Nath............	....	*Clethra barbinervis* S. ex Z. — Bois montagneux du Japon.
15. *Tripetaleja Almqvisti* Nath............	....	*Tripetaleja paniculata* S. et Z. *Tripetaleja bracteata* Max. — Montagnes du Japon.
16. *Vaccinium Saportanum* Nath.........	....	*Vaccinium densum* Miq. — Indes, monts Niligheris.
17. *Liquidambar formosana* Hance *fossilis* Nath.............................	*Liquidambar europæum* Al. Br.............	*Liquidambar formosana* Hance. — Chine.
18. *Vitis Labrusca* L. *fossilis* Nath........	*Vitis subintegra* Sap...	*Vitis Labrusca* L. — Amérique septentrionale, Japon.
19. *Vitis flexuosa?* Thbg. *fossilis* Nath....	....	*Vitis flexuosa* Thbg. — Japon.
20. *Clematis Sibiriakoffi* Nath............	....	*Clematis paniculata* Thbg. — Japon. *Clematis ochroleuca* Ait. — Mantchourie.
21. *Magnolia Diksoniana* Nath............	*Magnolia fraterna*, Sap.	*Magnolia parviflora* S. et Z. — Bois montagneux du Japon.
22. *Magnolia* Sp. Nath....................	....	*Magnolia obovata* Thbg. — Japon. *Magnolia conspicua* Sab, Hsb. — Japon. *Magnolia Cobus* DC. — Nippon et Yéso.
23 *Stuartia monadelpha* S. et Z. *fossilis* Nath.............................	....	*Stuartia monadelpha* S. et Z. — Kiou-Siou et Nippon.
24. *Elæocarpus photiniæfolia* Hook et Arn. *fossilis* Nath.......................	....	*Elæocarpus photiniæ folia* Hook et Arn. — Japon.
25. *Tilia distans* Nath....................	*Tilia lignitum* Ett.....	*Tilia cordata* Mill. — Japon. *Tilia parvifolia* Ehrh. — Europe, Asie.

ESPÈCES DE MOGI.	ESPÈCES FOSSILES D'EUROPE IDENTIQUES OU CORRESPONDANTES.	ESPÈCES ACTUELLES IDENTIQUES OU CORRESPONDANTES.
26. *Excæcaria japonica* J. Muell. *fossilis* Nath	....	*Excæcaria japonica* J. Muell. — Montagnes du Japon.
27. *Acer Nordenskiöldi* Nath	*Acer polymorphum* S. et Z., *pliocenium* Sap. et Mar	*Acer palmatum* Thbg. var. *septemlobum*. — Japon.
28. *Acer pictum* Thbg. *fossile* Nath	*Acer lætum* C. A. Mey., *pliocenicum* Sap. et Mar	*Acer pictum* Thbg. — Japon.
29. *Rhamnus costata* Max. *fossilis* Nath	....	*Rhamnus costata* Max. — Montagnes du Japon.
30. *Ilex Heerii* Nath	*Ilex Falsani* Sap. et Mar.	*Ilex rotunda* Thbg. — Japon. *Ilex pedonculosa* Thbg. Japon.
31. *Zanthoxylon ailanthoides* S. et Z. *fossile* Nath	....	*Zanthoxylon ailanthoides* S. et Z.. — Bois montagneux de Nippon.
32. *Dictamnus fraxinella* Pers. *fossilis* Nath.	*Dictamnus major* Sap..	*Dictamnus fraxinella* Pers. — Europe et Asie.
33. *Juglans Sieboldiana* Max. *fossilis* Nath.	*Juglans minor* Sap. et Mar	*Juglans Sieboldiana* Max. — Kiou-Siou, Nippon et Yéso.
34. *Juglans Kjellmanni* Nath	....	*Juglans regia* L. var. *sinensis*. Japon et Chine.
35. *Rhus Griffithsii* Hook fil. *fossilis* Nath.	....	*Rhus Griffithsii* Hook fil. — Khasia et Himalaya.
36. *Rhus Engleri* Nath	....	*Rhus sylvestris* S. et Z. — Japon, Kiou-Siou et Nippon.
37. *Prunus Buergeriana* Miq. *fossilis* Nath.	....	*Prunus Buergeriana* Miq. — Japon, Kiou-Siou.
38. *Sorbus Lesquereuxi* Nath	....	*Sorbus alnifolia* S. et Z. — Japon, Yéso.
39. *Sophora fallax* Nath	....	*Sophora Japonica* L. — Kiou-Siou et Nippon.

Nous avons évidemment ici sous les yeux les restes d'une forêt montagneuse. Cela résulte non seulement des aptitudes bien connues de la plupart des espèces identiques ou assimi-

lées à celles qui vivent actuellement au Japon; mais encore de cette circonstance, mise plus loin dans tout son jour, que la plus étroite analogie de composition existe entre la flore de Mogi et celle des cinérites du Cantal, que nous savons, à n'en pas douter, avoir peuplé les pentes de l'ancien volcan. La situation du dépôt de Mogi, voisine du bord de la mer, n'est pas un obstacle à cette manière de voir. L'orographie japonaise a pu changer depuis l'époque indéterminée à laquelle il s'agit de faire remonter cet ensemble végétal; les feuilles recueillies ont pu aussi avoir été charriées par les eaux, et d'ailleurs, pour définir le vrai caractère d'une collection de plantes fossiles, le plus sûr est encore de s'en tenir aux indications qu'elles fournissent soit par leur affinité individuelle, soit encore par leur mode de groupement. Il ne s'ensuit pas non plus, loin de là, de ce que l'on observe ces espèces sur un point donné actuellement rapproché du niveau même de la mer et peu distant de Nagazaki, que la région entière de Kiousiou ait dû être peuplée des mêmes végétaux. En Europe, les Chênes verts, les Laurinées subtropicales (*Persea*, *Oreodaphne*, *Phœbe*), les Lauriers-roses et les Grenadiers des cascatelles de Meximieux faisaient certainement place sur le sol montueux du Cantal, au Hêtre pliocène, à un Chêne à feuilles caduques, au Charme, au Tremble, à des Ormes, à des Sapins, à des Noyers particuliers, tandis que le même Bambou, les mêmes Érables et le même Tilleul (*Tilia expansa* Sap.) maintenaient l'unité de deux ensembles visiblement contemporains.

Au Japon, ce ne sont pas deux ou plusieurs localités se rapportant au même âge, comme en Europe, mais une seule qui ait été encore signalée, et la plus grande attention est nécessaire avant qu'il soit permis de se prononcer au sujet de la date qu'il est vraisemblable de lui assigner. M. Nathorst a été surtout influencé par cette circonstance que le plus grand nombre des espèces de Mogi habitaient maintenant le Japon, de telle sorte que les mêmes plantes sans changements appréciables ou des formes alliées de près aux fossiles se retrouvaient encore sur les montagnes de Kiousiou, sur celles de

Nippon ou même de Yéso, 10 degrés de latitude plus au nord que Nagazaki. En reprenant notre liste, je constate que sur 39 espèces assez sûrement déterminées, la presque totalité, soit 36, seraient encore représentées au Japon et 20 devraient être absolument identifiées avec des formes aujourd'hui japonaises. Ces formes sont indigènes des parties élevées de Nippon ou même elles se trouvent cantonnées à Yéso, et M. Nathorst en a conclu qu'au moment où elles s'avançaient au sud jusqu'à Mogi, c'est-à-dire jusqu'aux approches du 33e degré de latitude, le Japon éprouvait les effets d'un abaissement notable de température par rapport aux conditions climatériques actuelles. Voilà l'argument dans toute sa force, mais serré de près il perd beaucoup de son apparente rigueur.

En effet, parmi les espèces indiquées comme japonaises, il en est plusieurs, et ce sont justement les plus importantes qui occupent une aire très vaste et ainsi ne sont pas particulières à l'archipel, mais commune à cette région insulaire et à bien d'autres points de la zone tempérée boréale. C'est là un fait essentiel que l'on ne saurait négliger, tellement son importance est évidente. Ni l'*Ostrya virginica*, que M. de Candolle ne distingue pas d'ailleurs de l'*Ostrya carpinifolia* (1), ni l'*Ulmus campestris*, ni le *Dictamnus fraxinella* Pers., ni le *Vitis labrusca* L. ou le *Tilia parvifolia* Ehrh., ni enfin le *Juglans regia* L., encore moins le *Fagus ferruginea* Ait. ne sont des plantes caractéristiques de la région japonaise. Ces formes sont cependant au nombre des principales de Mogi. Bien plus, rien n'est moins assuré que la présence du *Fagus ferruginea* à Yéso. Ce prétendu *F. ferruginea* ne serait, d'après le Prodrome (2), qu'une variété à feuilles dentées du *F. Sieboldii* Endl., confondue par Siebold avec la plante américaine d'Aiton.

(1) L'*Ostrya carpinifolia* Scop., loin d'être une plante du Nord, ni même du centre de l'Europe, affecte des allures franchement méridionales. En Provence, on l'observe seulement aux environs de Vence (Alpes-Maritimes), dans la zone de l'Oranger; il y occupe le fond des vallées, au bord des cours d'eau.

(2) *Prodr. Syst. nat.*, XVI, p. 119.

Le *Dictamnus fraxinella* Pers. et le *Tilia parvifolia* Erhr. ont l'un et l'autre une immense extension à travers la zone tempérée boréale, et sont tout autant européens que japonais.

D'autres, comme le *Liquidambar formosana* Hanse, sont plutôt des plantes chinoises. Il reste, il est vrai, dans la flore de Mogi, malgré ces retranchements, une proportion considérable de types japonais actuels, et cette proportion engagerait à assigner à cette flore un âge en rapport avec la faible mesure des changements accomplis ; en un mot, il s'agirait plutôt d'un déplacement d'espèces marchant du nord au sud que d'une transformation des anciens éléments qui aurait exigé pour se réaliser l'interposition d'une longue période. Cependant, voici à cet égard une dernière considération dont il est difficile de ne pas tenir compte : si, au lieu d'être Européens, nous étions Japonais, et qu'en cette qualité il nous eût été donné de réunir et d'interroger les plantes fossiles de l'un des riches dépôts du tertiaire récent de l'Europe, soit des cinérites du Cantal ou de Meximieux, soit de celui de la Cerdagne découvert par M. Rérolles, ne serions-nous pas frappés de la quantité de formes identiques ou sub-identiques avec des espèces actuellement vivantes que nous aurions remarquées dans ces dépôts? Les cinérites auraient offert le *Smilax mauritanica* (Niac.) (1), le *Populus tremula* L. (Saint-Vincent), le *Carpinus orientalis* Lam. (*C. duinensis* Scop.), l'*Ulmus effusa* Wild., le *Zelkova crenata* Sp., le *Pterocarya fraxinifolia* Sp., l'*Hedera helix* L. (Niac.), l'*Acer opulifolium* Vill., le *Viburnum tinus* L. (Niac.), le *Dictamnus fraxinella* Pers., etc. S'il s'était agi de Meximieux, ce serait le *Populus alba* L., le *Buxus sempervirens* L., le *Laurus nobilis* L., le *Quercus ilex* L., le *Nerium oleander* L., le *Viburnum tinus* L., le *Punica granatum* L. dont il aurait été donné de constater la présence, et dans ces constatations on ne s'arrêterait certainement pas aux minimes différences, aux nuances infinitésimales que nos

(1) Niac est un nouveau gisement de cinérites découvert et exploré récemment par M. B. Rames.

habitudes d'analyse et notre idée préconçue de ne pas identifier d'une façon absolue les formes vivantes aux fossiles nous poussent à apercevoir, et dont elles nous persuadent de tenir compte. Nous arriverions ainsi très naturellement aux conclusions adoptées peut-être un peu légèrement par M. Nathorst, et nous affirmerions avoir affaire à une flore fort peu éloignée par l'âge de celle qui habite encore de nos jours la région européenne. Pourtant, les flores locales citées plus haut appartiennent soit au miocène récent, soit au pliocène le plus inférieur.

Sous le bénéfice des restrictions qui précèdent, nous aurons le droit de regarder d'un autre œil que M. Nathorst la flore de Mogi. Contrairement à sa méthode, nous laisserons les espèces supposées identiques à celles du Japon, et que ce pays possède exclusivement pour considérer les autres.

Le Hêtre, *Fagus ferruginea fossilis* de Nathorst, est certainement l'espèce la plus fréquente à Mogi, celle qui domine de beaucoup sur toutes celles que renferme la localité. Sauf le fruit qui reste inconnu, on peut dire qu'elle est très bien connue par ses feuilles, figurées au nombre de vingt-cinq. M. Nathorst n'a pas tort de rapprocher son espèce du *Fagus ferruginea* Ait. d'Amérique, dont elle affecte la physionomie et en partie au moins les caractères de forme et de nervation. Il n'est pas moins vrai que la ressemblance de ce Hêtre avec le Hêtre pliocène d'Europe, celui des cinérites, *Fagus pliocenica* Sap., est plus étroite encore et dénote, selon moi, un degré tel d'affinité jusque dans les moindres détails que l'identification des deux formes résulte comme une conséquence naturelle de cette comparaison, surtout si l'on a égard à la liaison que je ferai ressortir tout à l'heure entre la flore de Mogi et celle des cinérites pliocènes du Cantal.

En admettant la présence problématique du *Fagus ferruginea* actuel au Japon et proposant de l'identifier avec le Hêtre fossile de Mogi, M. Nathorst considère sans doute celui-ci comme ayant cheminé autrefois du nord vers le sud, à l'exemple de plusieurs autres espèces japonaises qui auraient suivi cette marche, pour reprendre ensuite la même route en sens

inverse et retourner aux lieux d'où elles étaient venues. Le *Fagus Sieboldii* aurait alors remplacé à Nippon le *Fagus ferruginea* auquel il se serait substitué presque partout, du moins c'est ainsi que je crois saisir la pensée de l'auteur. Mais l'hypothèse manque de base dès qu'il est reconnu que l'existence, sur le Fousi, du Hêtre américain ne repose que sur une erreur d'interprétation ou de synonymie. D'ailleurs le *Fagus ferruginea* Ait. a des allures particulières, qui s'opposent à ce que l'on reconnaisse en lui une plante du Nord. D'après des renseignements que je dois à M. Léo Lesquereux, il fréquente le bord des cours d'eau plutôt qu'il n'occupe le flanc des montagnes, comme celui d'Europe. Il est signalé, il est vrai, jusque dans le New-Brunswick, qui est son extrême limite boréale (46 degrés latitnde), mais il s'étend de là vers le sud, jusque dans la Caroline du Sud et même dans la Floride (30 degrés latitude). Il est surtout répandu dans l'Ohio et à l'ouest; il ne dépasse guère le Mississipi, distribution qui rend sa présence au Japon des plus invraisemblables.

C'est à ce *Fagus ferruginea* que correspond trait pour trait en Europe, dès l'aquitanien de Manorque, le *Fagus pristina* Sap., qui m'a toujours paru représenter le prototype miocène de nos Hêtres de l'ancien continent. En Amérique seulement, ce prototype aurait conservé presque sans altération ses caractères primitifs. En Europe, une transformation graduelle aurait eu lieu, et le Hêtre pliocène se montrerait déjà un peu plus rapproché du *Fagus sylvatica* que ne l'était son devancier, c'est-à-dire que ses feuilles ne présenteraient plus guère que 11 à 13 paires de nervures latérales au lieu de 15 à 18, comme chez le *Fagus pristina* du miocène inférieur (voy. les figures 1 à 5 de la pl. VI, qui reproduisent diverses variétés du *Fagus pliocenica* des cinérites). Le pétiole déjà plus long et les dentelures plus constantes et plus aiguës rappellent à la fois ce qui existe dans le Hêtre actuel et ce que montre la forme prototypique; l'espèce pliocène est visiblement en voie de transformation, mais cette transformation est encore loin de son terme final. C'est donc entre le pliocène et le quaternaire

que notre Hêtre européen, achevant de se modifier, aura abouti à l'espèce actuelle. Pour mieux dire, c'est ainsi que le Hêtre tertiaire aura donné naissance en Europe à cet ensemble de formes auquel le terme de *Fagus sylvatica* a été appliqué et qui, sans exclure les races locales et les variétés accidentelles, se traduit par une certaine moyenne de caractères. Si l'on s'attache aux feuilles, ce sont des nervures latérales réduites à 8 ou 9 paires, des bords sinués, plus rarement crénelés, une forme générale plus large et plus courte, moins atténuée dans le haut et plus obtuse que dans le Hêtre pliocène.

Le fruit de ce dernier a été recueilli par M. B. Rames dans les cinérites du Cantal, à Niac (pl. VI, fig. 6), et cette découverte a complété la connaissance du *Fagus pliocenica*, dont les feuilles parsèment par milliers les plaques extraites des divers gisements. Je figure ici ce fruit pour la première fois. Il est plus petit que celui du Hêtre vivant; ses valves sont hérissées de pointes plus fines et plus courtes, surtout il est plus longuement pédonculé que l'organe correspondant des *Fagus* actuels, particulièrement du *F. ferruginea* d'Amérique, auquel il ressemble par sa petite dimension. Au total, ce sont là des nuances qui n'excluent pas la possibilité de passages d'une forme vers une autre, et la longueur du pédoncule fructifère constitue encore à mes yeux le caractère différentiel le plus saillant de l'espèce fossile européenne.

La concordance du Hêtre de Mogi avec le Hêtre pliocène d'Europe une fois admise, et cette identité résulte, selon moi, de la comparaison des deux séries respectives de feuilles, le premier se trouve placé vis-à-vis du *Fagus Sieboldii* Endl. dans le même rapport que le second (*Fagus pliocenica* Sap.) vis-à-vis du *Fagus sylvatica* L.; probablement aussi, et par une conséquence naturelle, il se range à la même distance chronologique, c'est-à-dire au commencement ou tout au plus vers le milieu des temps pliocènes. Cette opinion est en effet la plus sûre que l'on puisse adopter dans l'état actuel des connaissances et en présence du peu de documents que nous possédons encore sur la végétation tertiaire du Japon.

Le *Fagus Sieboldii* Endl. (fig. 1) s'écarte peu en réalité du *F. sylvatica* ordinaire ; il ne constitue guère qu'une race locale sujette à des diversités analogues à celles que présente la race

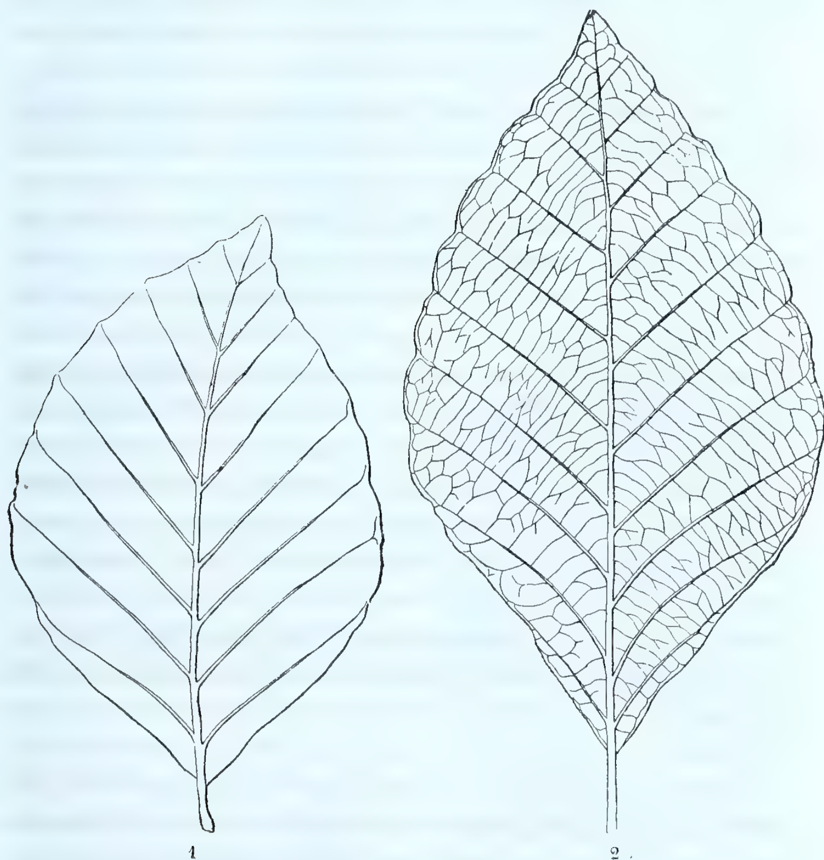


Fig. 1 (*).

(*) Fig. 1. — *Fagus Sieboldii* Endl., Hakodaki, Japon.— 1, feuille provenant de l'herbier du Muséum de Paris, coll. Willford. Willford n'a pas distingué cette forme du *Fagus sylvatica* L.; elle porte cependant le nom de *Fagus Sieboldii* dans l'herbier de Paris; grandeur naturelle; on compte sur cette feuille huit paires de nervures secondaires. — 2, autre feuille de la même espèce et de la même localité, plus grande et plus allongée, offrant dix paires de nervures secondaires, aboutissant aux sinus qui séparent les saillies marginales; grandeur naturelle. Cette feuille, communiquée par M. A. de Candolle et provenant de l'expédition américaine de Wright, a été étiquetée *Fagus sylvatica*, par Asa Gray; elle se rapporte comme la précédente au type *Sieboldii*, dont

européenne ou celle de l'Asie mineure. Les feuilles d'Hakodaki se confondent presque avec les feuilles normales du *F. sylvatica*, auquel M. de Candolle les réunit dans le Prodrome (1). Le caractère principal de ces feuilles réside dans l'oblitération complète de la saillie des crénelures; l'effacement est tellement absolu que les parties convexes du contour de la marge correspondent aux intervalles qui séparent les points où viennent aboutir les nervures secondaires. Cette même disposition existe dans le Hêtre d'Europe, où cependant elle est très rarement aussi prononcée; mais vers le haut des feuilles, dans les deux races, les crénelures peuvent accidentellement reparaître, à mesure que les nervures secondaires, au lieu de s'arrêter avant le bord, se prolongent plus ou moins de manière à donner naissance à une dent. La figure ci-contre fait voir que les feuilles d'Hakodaki peuvent compter jusqu'à 10 paires de nervures latérales, ce qui est peu ordinaire dans le Hêtre d'Europe; mais cette circonstance est justement de nature à rattacher le *Fagus Sieboldii* au Hêtre pliocène dont les nervures étaient généralement aussi nombreuses, mais d'une façon normale. C'est à la bienveillance de M. A. de Candolle que je dois ces précieuses notions sur le Hêtre d'Hakodaki; c'est bien celui qui, dans l'herbier de Paris, d'où provient la plus petite des deux feuilles figurées, a été désigné sous le nom de *Fagus Sieboldii*.

Le *Fagus crenata* Bl., variété à feuilles dentées du *F. Sieboldii*, a pour correspondant européen une variété à dentelures saillantes le long des bords, qui provient de la forêt d'Egenthal, au pied du Schneeberg (Bas-Rhin), *foliis grosse dentatis;* j'ai reçu de M. Nathorst lui-même une variété semblable, recueillie par lui en Scanie, et enfin M. B. Rames a eu soin de m'envoyer du Cantal un Hêtre à feuilles distinctement créne-

il existe des variétés distinctement crénelées. Le nombre plus élevé des nervures, dix paires, rapprocherait cette forme du *Fagus pliocenica* et l'éloignerait du *Fagus sylvatica* normal dont les feuilles ne comptent presque jamais plus de 8-9 paires de nervures secondaires.

(1) Tome XVI, p. 119.

lées qu'il ne tiendrait qu'à moi de considérer comme une descendance directe du *Fagus pliocenica* de la même région, de même que M. Nathorst est disposé à reconnaître dans des feuilles analogues provenant de Fusi-no-yama, un arrière-petit-fils de son *Fagus ferruginea fossilis*.

D'une façon générale, les feuilles du *Fagus sylvatica* européen, asiatique ou japonais, outre la forme plus large et plus courte, plus atténuée et plus obtuse supérieurement de leur contour, ne présentent le plus souvent que sept à neuf paires de nervures latérales (fig. 2). Le *Fagus ferruginea* Ait. en a douze à quinze; le Hêtre pliocène d'Europe, de même que celui de Mogi, en a dix à douze. Le dernier de ces nombres est très rarement dépassé, et très rarement aussi le premier n'est pas atteint. Les dents marginales, dans les feuilles de cette espèce, sont le plus ordinairement saillantes et fines; elles disparaissent pourtant quelquefois (pl. VI, fig. 5) pour faire place à des sinuosités plus ou moins prononcées, comme dans le Hêtre actuel. En ce qui concerne le pétiole, il tient le milieu, par la longueur proportionnelle, entre celui du *Fagus pristina* Sap. et par conséquent du *Fagus ferruginea* et celui des feuilles de notre Hêtre; plus long que dans le premier cas et plus court en moyenne que dans le second. La forme ellipsoïde du contour, la base tantôt en

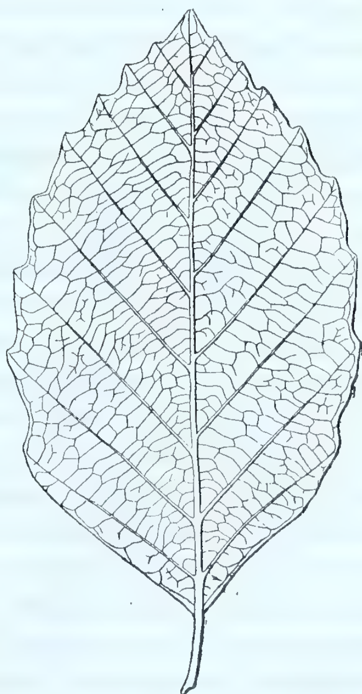


Fig. 2 (*).

(*) Fig. 2. — *Fagus sylvatica* L., var. *foliis crenatis*, variété observée dans le Cantal par M. B. Rames; reproduction d'une feuille, grandeur naturelle.

coin, tantôt arrondie, la pointe atténuée du sommet, la présence des dentelures marginales le rapprochent évidemment du *Fagus ferruginea* Ait., dont au total il se tient plus près que du *Fagus sylvatica*, son descendant probable : je dis « probable » parce qu'il ne serait pas impossible que la race de ce dernier fut venue du nord à un moment donné, dans le cours ou vers la fin du pliocène, remplacer le *Fagus pliocenica* dans les forêts montagneuses de l'Europe centrale et méridionale. Cependant, cette substitution à date fixe n'est rien moins qu'assurée; l'espèce nouvelle aurait dû s'étendre sur trop de points à la fois, s'avancer jusqu'en Espagne, en Sicile et dans le Taurus et exclure universellement l'espèce antérieure partout en possession du sol, sans que celle-ci eût réussi à se maintenir nulle part. Par cela même, l'espèce venue la dernière aurait dû traverser l'espace intermédiaire entre le pays d'origine et les montagnes précédemment occupées par le *Fagus pliocenica* pour en chasser celui-ci. Or, les indices et même la vraisemblance d'une semblable invasion manquent absolument et les traces du *Fagus sylvatica*, dans le tertiaire supérieur, sont rares relativement, bien qu'elles ne soient pas inconnues. Le *F. sylvatica* répondrait plutôt selon moi à une tendance; il serait l'expression dernière d'une suite de modifications que l'espèce primitive aurait graduellement subies et qui, au Japon, comme sur le Cantal, aux Pyrénées et ailleurs, auraient abouti à la longue à des résultats morphologiquement semblables ou très analogues. C'est là du moins l'explication qu'il est possible de donner sans la garantir d'une façon absolue et définitive. Ce qui est certain, c'est que les feuilles du *Fagus sylvatica*, bien reconnaissables, se montrent, lors du pliocène supérieur, dans les travertins toscans et plus tard dans les tufs quaternaires du Périgord (voy. pl. VII, fig. 4) avec huit paires de nervures latérales et des sinuosités marginales au lieu de dents. Mais bien avant, dès le miocène supérieur de Kaigen en Wétéravie, Ludwig a signalé, sous le nom de *Fagus ferox*, les feuilles et le fruit d'un Hêtre qui, par la réduction du nombre des nervures,

les bords sinués et la forme générale, touche de près au *Fagus sylvatica*. De quelque façon que la forme primitive ait donné naissance à celle qui s'est substituée à elle, c'est bien là le plus ancien vestige d'une forme de Hêtre semblable à celle que nous avons sous les yeux en Europe, et à ce titre le *Fagus ferox* Ludw. devait être signalé, de même que je l'avais fait précédemment en traçant, dans une conférence donnée au Havre, le tableau généalogique du Hêtre. Le fruit du *F. ferox* de Ludwig semble du reste différer fort peu de celui du Hêtre pliocène du Cantal (pl. VI, fig. 6).

Une comparaison attentive de toutes ces formes de Hêtres vivantes et fossiles fait reconnaître chez elles, dans les temps anciens, des variations analogues et correspondantes à celles que les espèces actuelles produisent encore maintenant. Les figures que je donne ci-contre (fig. 2 et 3) permettent de constater ce phénomène. Ainsi, les feuilles à contour ellipsoïde et à terminaison obtuse, celles à marge simplement sinueuse ou découpée en crénelures distinctes, plus ou moins prononcées, n'étaient pas plus inconnues autrefois chez le Hêtre tertiaire qu'elles ne le sont aujourd'hui dans notre *Fagus sylvatica*. Cependant, l'espèce ancienne s'est visiblement modifiée; elle a perdu finalement la ressemblance qui la reliait encore lors du pliocène au *Fagus pristina* Sap. et par celui-ci au *Fagus ferruginea* actuel d'Amérique. Le nombre des ner-

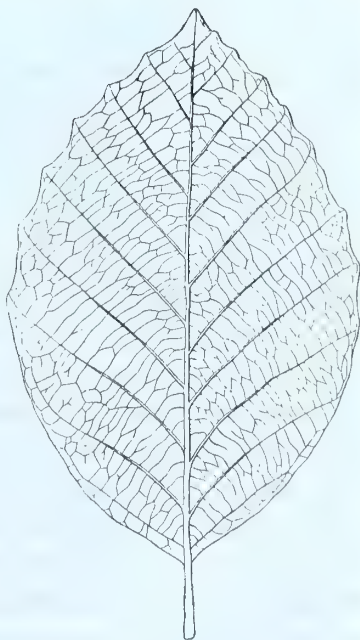


Fig. 3 (*).

(*) Fig. 3. — *Fagus sylvatica* L., type normal provenant de la forêt de Sainte-Baume, en Provence; reproduction d'une feuille, grandeur naturelle.

vures secondaires a diminué ; de dix à douze paires, il est descendu à huit ou neuf, même à sept : c'est ce que montrent, non seulement les feuilles actuelles du Cantal (voy. p. 93, fig. 2), de la Saint-Baume (voy. p. 95, fig. 3),du Japon (voy. p. 91, fig. 1), etc., mais aussi la feuille des travertins quaternaires du Périgord que j'ai figurée (pl. VII, fig. 4). Cette feuille ne diffère de celles du Hêtre ordinaire que par des proportions assez réduites, dues peut-être à l'abaissement relatif de la température de l'époque. Le sommet est atténué en pointe ; les bords sont obscurément sinués ; on compte au *maximum* neuf à dix paires de nervures secondaires. Cette feuille paraît comme ridée obliquement, conformément à ce qui arrive aux feuilles de notre Hêtre, lorsqu'elles se détachent en hiver déjà flétries. Allongement proportionnel du pétiole, diminution du nombre des nervures latérales, dents ou lobules marginaux plus fréquememnt convertis en sinuosités de moins en moins prononcées, probablement encore consistance moins ferme du tissu : telles sont, en résumé, si l'on s'attache aux feuilles, les modifications qui du Hêtre pliocène ont conduit au type qui peuple actuellement la zone tempérée boréale de l'ancien continent. Mais quelque faibles que soient ces modifications, quelle que soit la filière par laquelle elles se sont réalisées, il faut encore admettre un temps fort long avant qu'elles aient pu s'effectuer. Et de toutes façons, quand bien même un Hêtre nouveau et plus récent que le *Fagus pliocenica*, gagnant de proche en proche et marchant vers le sud, serait venu se substituer à celui qui jusqu'alors avait occupé les massifs montagneux où nous constatons sa présence à l'état fossile, avant qu'il se fût étendu en Espagne, en Sicile, au cœur de l'Asie mineure, où nous le trouvons encore, un temps très long a été en tout cas nécessaire ; c'est un élément et un facteur dont il est réellement impossible de se passer.

La présence respective du *Fagus pliocenica* n'est pas le seul trait commun, ni le seul lien qui rattache la flore de Mogi à celle de l'Europe pliocène. Il en est d'autres sur lesquels je dois insister avec d'autant plus de raison qu'ils sont l'indice

d'une distribution géographique de certaines espèces encore existantes, très différente de celle qui les caractérise et leur assignant, dans un âge antérieur au nôtre, une aire d'habitation bien plus étendue dans le sens des longitudes que celle qui leur est acquise de nos jours. Pour cela, il faut insister sur l'analogie étroite des formes de Mogi avec celles qui peuplent les tufs de Meximieux et, par-dessus tout, les cinérites du Cantal.

Avec Meximieux, Mogi partage les éléments végétaux dont l'énumération suit : 1° le Bambou ; on n'a pour s'en convaincre qu'à mettre en regard la figure 14, planche 23 de la flore de Meximieux, qui représente le *Bambusa lugdunensis* Sap. avec la figure 6, planche 4, de la flore de Mogi, l'identité ne saurait être plus complète ; 2° le *Liquidambar formosana* (*Mogi*, pl. 11, fig. 6-9) qui pour n'être pas absolument pareil à celui de Meximieux (*Mexim.*, pl. 25, fig. 2-3) ne témoigne pas moins d'une étroite analogie d'aspect avec l'espèce japonaise, analogie plus frappante même que celle qui existe avec le *Liquidambar* miocène proprement dit (1) ; 3° le *Diospyros Nordqvisti* Nath. (*Mogi*, pl. 11, fig. 1, et pl. 17, fig. 1-5), proche voisin du *Diospyros protolotus* Sap. et Mar., de Meximieux, sur lequel il faut consulter les figures 3 et 4, planche 30, de la flore de Meximieux ; 4° l'*Acer pictum* Thunbg. *fossile* (*Mogi*, pl. 15, fig. 2-8 et fig. 2 dans le texte) que nous retrouverons dans les cinérites et qui ne diffère pas ou diffère fort peu de l'*Acer lætum pliocenicum* Sap. et Mar., puisque, à l'exemple de celui-ci, il présente des feuilles exclusivement quinquélobées ; 5° l'*Ilex Heerii* Nath. (*Mogi*, pl. 13, fig. 7-10) que rien ne distingue, si l'on s'en tient aux figures, de l'*Ilex Falsani* Sap. (*Meximieux*, pl. 36, fig. 29) ; 6° enfin, le *Juglans Sieboldiana* Maxim. *fossilis* Nath. (*Mogi*, pl. 4, fig. 13-18) dont les folioles ressemblent singulièrement, sauf un peu plus d'ampleur, à celles du *Juglans minor* Sap. et Mar. (*Meximieux*, pl. 37, fig. 1-6).

Ces analogies seraient-elles totalement fortuites et unique-

(1) Voy. la figure 4, pl. XXV, de la flore de Meximieux qui reproduit le *Liquidambar europæum* miocène et permet d'apprécier cette nuance.

ment superficielles, au lieu de dénoter un degré d'affinité suffisant pour faire admettre une parenté réelle et une concordance chronologique entre la flore de Mogi et celle du pliocène des environs de Lyon? Il me semble d'autant plus difficile de le penser, du moins jusqu'à preuve contraire, que nous ignorons encore d'une façon absolue la nature de la végétation qui a précédé ou suivi au Japon celle de Mogi. D'ailleurs, la présence dans cette dernière flore d'espèces identiques à celles qui vivent actuellement au Japon, soit à Kiousiou, soit à Nippon, soit même à Yéso, n'a pas plus de valeur et de portée en soi que n'en a, vis-à-vis de notre continent, la présence constatée des *Populus alba* L. et *tremula* L., de l'*Hedera Helix* L., du *Viburnum Tinus* L., de l'*Acer opulifolium* Vill., de l'*Acer monspessulanum* L., du *Quercus Ilex* L., du *Smilax mauritanica*, du *Cornus mas*, etc., et de tant d'autres espèces, encore aujourd'hui européennes, que l'on observe déjà dans le miocène supérieur ou le pliocène inférieur de notre continent. Le phénomène est absolument semblable de part et d'autre.

Mais poursuivons notre examen comparatif et laissons Meximieux pour aborder les cinérites du Cantal, c'est-à-dire une flore montagnarde et visiblement assimilable par son assiette à celle de Mogi; nous verrons aussitôt la liaison devenir encore plus intime et se trahir par une proportion si notable d'espèces communes caractéristiques, que la liaison et le parallélisme des deux ensembles en ressortiront comme le corollaire le plus naturel et le moins incertain.

Dans les cinérites, conformément à ce qui existe à Mogi, l'élément japonais obtient une sorte de prépondérance, bien qu'il n'exclue pas l'élément indigène actuel, ni surtout l'élément canarien auquel un certain nombre de types américains, alors possédés en commun par l'Europe, viennent s'adjoindre. Il est curieux d'avoir à constater entre Mogi et les cinérites une aussi étroite affinité. Non seulement le Bambou de Meximieux (*Bambusa lugdunensis* Sap.) reparaît dans les cinérites avec la physionomie et les dimensions propres à celui de Mogi; non seulement le *Carpinus suborientalis* Sap.

et le *Zelkova crenata* Sp. y répondent trait pour trait au *Carpinus subcordata* Nath. et au *Zelkova Keakii* Sieb. *fossilis*), mais le Hêtre (*Fagus pliocenica* Sap.) présente, des deux parts, les mêmes traits, comme je l'ai fait voir plus haut, et joue absolument le même rôle. Ce n'est pas tout, un *Dictamnus* (*Dictamnus major* Sap.) extrêmement répandu au Pas-de-la-Mougudo, ne se distingue du *Dictamnus fraxinella* Pers. que par la plus grande taille de ses feuilles que j'ai comparées justement à certaines variétés asiatiques et japonaises de l'espèce actuelle, signalée par M. Nathorst à Mogi.

Au *Lindera sericea* Bl. *fossilis* de Nathorst correspond dans les cinérites une magnifique espèce que je ne puis m'empêcher de figurer ici (pl. VIII, fig. 1) et qui se rapproche plutôt, il est vrai, de la forme américaine, *Lindera Benzoin* Meisn. (*Benzoin odoriferum* Nees), que du *Lindera sericea*. Dans les cinérites, la présence du *Lindera* se trouve complétée et j'ajouterai confirmée par celle d'un *Sassafras* (pl. VII, fig. 1) que j'ai signalé sous le nom de *S. Ferretianum* Mass., mais qui me paraît se confondre réellement avec le *Sassafras officinarum* Nees, tellement, dès le miocène inférieur, les formes actuelles, déplacées ou demeurées aux mêmes endroits, commencent à devenir fréquentes en Europe et sans doute aussi au Japon. Il est curieux d'avoir à remarquer à Ménat en Auvergne, presque dans la même région, mais sur un horizon sensiblement antérieur à celui des cinérites, vers l'Aquitanien, l'existence d'un autre *Sassafras*, très nettement caractérisé, intermédiaire par ses traits différentiels aux *Sassafras primigenium* Sap. de Sézanne et *Ferretianum* Mass. de Sinigaglia (miocène sup.). Ce dernier a été également signalé dans la flore tertiaire arctique par M. Heer. On peut suivre ainsi la série des états successifs que ces formes ont affectés avant d'arriver jusqu'à nous.

Il me serait facile de démontrer par des exemples tirés, non seulement des cinérites, mais de Schossnitz et du dépôt de la Cerdagne découvert par M. Rérolles, que le *Planera* ou *Zelkova* affectait alors en Europe des formes qui le rappro-

chaient sensiblement du *Zelkova Keakii;* mais une des Vignes fossiles de ces mêmes gisements du Cantal est encore remarquable par son analogie avec le *Vitis Labrusca* L. *fossilis* de Nathorst. La figure 2, planche VIII, rapprochée de celle de la flore de Mogi (pl. 10, fig. 9) permettra d'en juger.

Deux espèces d'*Acer*, très nettement définies, font surtout ressortir cette singulière parenté de la flore de Mogi avec celle des cinérites.

La première est l'*Acer lætum pliocenicum*, Sap. et Mar., déjà signalé à Meximieux, mais encore plus fréquent dans les cinérites et que j'avais d'abord nommé *Acer subpictum* (1). Le nom d'*Acer lætum* convient mieux, parce qu'il exprime un terme plus général, dont l'*Acer pictum* du Japon représente plutôt une forme locale. Je figure ici (pl. IX, fig. 1), pour achever la démonstration, une feuille de cet Érable pliocène du Cantal, dont l'identification avec celui de Mogi soulève d'autant moins d'objections qu'il s'agit bien de part et d'autre de feuilles constamment quinquélobées, tandis que l'*Acer pictum* de Thunberg présente assez généralement des feuilles simplement trilobées, celles à cinq lobes étant plutôt l'exception.

La seconde espèce est la plus intéressante, tellement elle est caractéristique : c'est celle que j'ai nommée *Acer polymorphum* Sieb. et Zucc. *pliocenicum* et que M. Nathorst nomme *Acer Nordenskiöldi* (pl. 19, fig. 10-14 de la flore de Mogi), en la comparant, comme je l'ai fait pour le mien, à l'*Acer palmatum* de Thunberg. Je figure ici (pl. IX, fig. 2), comme terme de comparaison, un des exemplaires recueillis dans les cinérites de Saint-Vincent (Cantal).

Il est bien visible que cette forme d'Érable, d'une rare élégance, est sujette à varier, à l'exemple de son homomorphe japonais actuel. Elle présente des feuilles ayant depuis cinq jusqu'à sept et huit, mais plus ordinairement sept lobes pro-

(1) Voy. *Bull. Soc. géol. de France*, séance du 17 février 1873, p. 221, *Sur les caractères propres à la végétation pliocène, à propos des découvertes de M. Rames dans le Cantal*, par le comte G. de Saporta.

fonds, acuminés au sommet et denticulés le long des bords. L'exemplaire que je reproduis, à cause de sa merveilleuse conservation, montre huit lobes et peut être assimilé à la figure 14, planche 14, du mémoire de Nathorst. Il en est d'autres, provenant soit de Saint-Vincent, soit du Pas-de-la-Mougudo, que j'aurais pu également figurer et qui confirmeraient dans l'idée qu'il s'agit bien d'une seule et même espèce que rien ne distingue réellement de celle de Mogi.

Une réunion d'éléments similaires ou analogues, aussi significative, ne saurait égarer selon moi. Jusqu'à preuve du contraire, on est plutôt autorisé à invoquer cette liaison pour s'en autoriser à placer Mogi sur le même horizon géognostique que les cinérites, celui du pliocène inférieur, que caractérise en Europe la présence d'un Hêtre identique au Hêtre de la localité japonaise, le *Fagus pliocenica*, Sap. Sur ces bases, quelles conclusions est-il raisonnable d'adopter? Est-il nécessaire d'insister sur la différence qui existe entre l'état ancien et l'état actuel aux environs de Nagazaki et d'admettre un abaissement général de la température, une période de froid relatif assez intense pour avoir favorisé la marche vers le sud et l'Asie intérieure d'une foule d'espèces venues du nord? Je crois, conformément du reste à la pensée même de M. Nathorst, que cette émigration, cet afflux de formes marchant du nord au sud, a pu se réaliser en divers temps, à l'aide d'une longue série de circonstances variables, entraînant leur exode et l'effectuant peu à peu dans des proportions très inégales; mais je crois beaucoup moins à un abaissement, qui aurait eu pour conséquence immédiate d'entraîner momentanément jusqu'au 32e degré des espèces boréales, pour faire place ensuite à un relèvement du climat, ramenant au nord ces mêmes espèces et leur substituant en masse celles du midi, précédemment éliminées. Les oscillations climatériques du passé n'ont jamais eu, croyons-nous, cette brusquerie ni ce caractère absolu que nous sommes assez souvent portés à leur attribuer. A côté d'un refroidissement continu et universel que rien n'a jamais arrêté et qui, depuis sa première origine, n'a cessé en définitive

de faire de nouveaux progrès, il y a les modifications dues à des causes purement locales, à la distribution géographique, par exemple, et à l'orographie de certaines contrées. Mais ces causes, à une si grande distance des événements et à mesure que l'on s'adresse à une période plus éloignée, à un pays plus écarté et plus imparfaitement exploré, est-il possible de les préciser ? Cela nous semble au moins très problématique.

Ce que nous pouvons dire au sujet de Mogi, en nous fiant aux apparences, c'est qu'il s'agit d'une forêt montagneuse. La composition de la flore l'indique suffisamment, et dès lors comment douter de la possibilité qu'il existât côte à côte et dans le plat pays, des associations végétales autrement combinées, comprenant des espèces différentes et présentant un caractère particulier? La situation actuelle de Mogi, dans cette hypothèse et en visant un âge aussi éloigné que le pliocène inférieur, n'est plus rien dans la question, pas plus que si l'on voulait arguer de l'assiette actuelle de Sinigaglia pour en tirer des présomptions relatives à l'aspect de l'ancienne localité tertiaire de ce nom et à la signification des végétaux qui y étaient réunis. On sait que, parmi ces végétaux, le Hêtre, les Chênes à feuilles caduques, le Tilleul et divers Érables jouent le principal rôle.

Nul doute que depuis le début de l'époque tertiaire l'archipel japonais n'ait changé d'aspect et vu son relief, comme son étendue, varier, peut-être à plusieurs reprises. Il est pourtant permis à un observateur de se demander comment les végétaux, en majorité sylvicoles, de Mogi, la plupart à feuilles caduques, ont pu descendre jusqu'aux approches du 33[e] parallèle, c'est-à-dire atteindre sans anomalie et peu après le miocène une latitude aussi méridionale que celle de Nagazaki, qui correspond à la Syrie moyenne, à la Perse, à Caboul, à Tripoli de Barbarie, à Madère, enfin à la Géorgie. A cela on peut répondre non seulement par l'extrême inégalité des isothermes qu autrefois pas plus que de nos jours n'ont coïncidé avec les parallèles, mais encore par cette considération que s'il est un phénomène général que l'on puisse noter comme ayant influé

sur les climats terrestres, de manière à les rendre plus extrêmes et plus capricieux selon les régions, c'est à coup sûr la diminution de l'humidité atmosphérique, sans cesse en décroissance depuis le milieu du tertiaire. C'est là la vraie et seule cause de la disparition d'un si grand nombre d'espèces jadis répandues dans tout l'hémisphère boréal. Elles en ont été ensuite partiellement éliminées, les unes sur un point, les autres sur un autre, de manière que, au lieu d'occuper la zone tempérée tout entière, elles se sont trouvées finalement cantonnées dans certains pays exclusivement à d'autres. En effet, c'est seulement ainsi qu'il est possible d'expliquer la présence simultanée d'espèces européennes, japonaises, canariennes et nord-américaines au sein de l'Europe tertiaire ; ces espèces à coup sûr ne sont pas venues du Japon ni de l'Amérique, ni des Canaries ou du Caucase, pour se donner rendez-vous sur notre sol. Selon une hypothèse généralement admise, elles sont arrivées de proche en proche de l'extrême nord, et ont pénétré de plusieurs côtés à la fois et dans plusieurs directions divergentes à l'intérieur de la zone tempérée boréale.

Plus tard seulement, chaque pays s'est fait sa part et les conditions climatériques venant à varier et à s'aggraver en perdant de leur égalité première par une décroissance de l'humidité originaire, ces espèces ont dû tendre à se cantonner ; elles ont été soumises à l'épreuve d'une adaptation de jour en jour plus rigoureuse, de nature à éliminer toutes celles que n'épargnèrent pas les exigences des climats locaux graduellement accentués. Mais cette limitation des espèces, d'abord très diffuses, à des espaces restreints ne s'est effectuée qu'à la longue. L'Europe du miocène récent qui nous est mieux connue que les autres contrées à la même date, réunissait à la fois le Ginkgo, le *Glyptostrobus*, le *Taxus* et le *Torreya*, les Érables du Japon, les Liquidambars et les Platanes d'Asie ou d'Amérique, les Tulipiers et les Magnolias, les Lauriers d'Europe, les *Persea* et *Oreodaphne* des Canaries, les *Lindera* et *Sassafras* des États-Unis ; elle les mariait à des Charmes et à des Chênes, à des Bouleaux et à des Peupliers, à des Noyers,

dont elle a perdu une partie et dont elle garde les autres, distribués pourtant dans un ordre différent. Ces promiscuités ne sont pas, comme on l'a cru longtemps, un indice de liaison et d'attenance géographique avec les divers pays dont le nôtre possédait les formes caractéristiques; ces formes lui appartenaient bien en propre; mais il les a perdues depuis, de même que d'autres régions et le Japon lui-même doivent avoir perdu des arbres que notre continent aura eu la chance de conserver, tandis que le froid ou la sécheresse en accentuant leur progrès leur en enlevaient beaucoup d'autres. Mais avant ce froid et cette sécheresse, lorsque le climat de la zone tempérée boréale était encore à la fois égal et humide, le contraire de ce mouvement éliminatoire avait eu lieu et les espèces que possédait cette zone, à l'époque où nous nous reportons en esprit, favorisées dans leur expansion, ont pu gagner au sud et pénétrer dans des contrées où maintenant leurs descendants, s'il en existe, n'habitent plus que la croupe des montagnes. M. de Candolle a prouvé par une loi des plus justes, que la sécheresse seule des mois d'été était la vraie cause qui arrêtait le Hêtre au midi; mais, dans un âge où cette difficulté n'existait pas, le Hêtre et d'autres arbres ayant les mêmes aptitudes, comme le Tremble, le Tilleul, les Ormes, les Bouleaux, les Peupliers, les Noyers et la plupart de ces espèces de Mogi que M. Nathorst retrouve, soit à Nippon, soit à Yéso, ont pu sans obstacle s'étendre très loin vers le sud; une fois arrivés là, ils auront constitué plus tard les éléments de ces associations végétales dont les chaînes et les parties montagneuses de la zone tempérée chaude, comme l'Atlas, le Taurus, les montagnes de la Perse et celles de Kiousiou, nous offrent de précieux exemples. Lorsque les plaines ou les vallées inférieures, sous l'influence de la sécheresse, sont devenues inhospitalières pour ces arbres, ils n'auront eu de refuge que les cimes élevées et les escarpements.

Ces idées, je le remarque en terminant, n'ont rien de contradictoires avec celles de M. Nathorst, que je n'ai jamais cherché à combattre dans ce qu'elles ont d'essentiel, c'est-à-dire

en ce qui concerne la marche continue et l'émigration par séries successives des espèces quittant les régions polaires pour envahir les divers points de notre hémisphère et s'avancer graduellement au sud. J'ai été plutôt conduit à reprendre quelques-unes de ses assertions qui m'ont paru assises sur une base à mon avis trop étroite, pour les commenter, formuler à leur encontre des objections partielles et rechercher les termes d'une solution, vis-à-vis d'un problème dont je ne me déguise pas l'extrême complexité. Ce n'est pas assurément attaquer n amoindrir un auteur que de l'analyser en cherchant à apprécier le sens et la portée de son œuvre. Mais cette intention bien arrêtée, M. Nathorst n'a pu apparemment la saisir dans les courtes notes que j'avais jointes au résumé analytique de son mémoire. C'est pour cela que j'ai tenu à la mettre dans tout son jour en écrivant les pages précédentes ; elles constituent au fond un nouvel hommage au mérite de chercheur et de phytologue du savant suédois.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche VI.

Fig. 1 à 6, *Fagus pliocenica* Sap., des cinérites du Cantal. — 1, feuille presque entière, sauf l'extrême sommet et le pétiole qui manquent ; les bords sont en partie sinués, en partie obscurément dentés ; Saint-Vincent, grandeur naturelle. — 2, autre feuille de la même espèce et de la même localité, avec le pétiole complet et la terminaison supérieure. Cette feuille semble absolument semblable à celle de Mogi figurée sur la planche 11, fig. 3 ; Saint-Vincent, grandeur naturelle. — 3, feuille de la même espèce couchée en travers non loin de la précédente, sur la même plaque, grandeur naturelle. — 4, autre feuille de la même espèce, provenant du Pas-de-la-Mougudo. Le pétiole est plus court, la base arrondie, et les bords sont découpés par des crénelures obtuses, grandeur naturelle. — 5, deux autres feuilles de la même espèce provenant de Saint-Vincent et couchées l'une près de l'autre : A, montre une feuille arrondie et pétiolée à la base, terminée en pointe obtuse au sommet, avec neuf paires de nervures secondaires et des dents à peine saillantes le long des bords. Cette feuille est de toutes celles du Cantal celle qui se rapproche le plus du type moderne. B, montre une feuille plus allongée, munie d'un court pétiole, avec des bords à peu près entiers et une douzaine au moins de paires de nervures secondaires ; grandeur naturelle. — 6, Fruit

pédonculé du *Fagus pliocenica* Sap., recueilli dans le gisement de Niac, associé à de très nombreuses feuilles de la même espèce, d'après une empreinte de l'extérieur des valves de l'involucre, dont le relief a été restitué. Grandeur naturelle. — 6A, même organe légèrement grossi.

Planche VII.

Fig. 1. — *Sassafras officinarum pliocenicum* Sap., feuille complète, très légèrement restaurée au sommet, du gisement de Saint-Vincent, grandeur naturelle.

Fig. 2. — *Fagus* Sp., probablement *Fagus Deucalionis* Ung. ou *F. Marsiglii* Mass., du gisement de Puycerda, exploré par M. Rérolles; feuille complète, pour montrer le type du Hêtre vers la fin du miocène, dans la région des Pyrénées.

Fig. 3. — *Fagus ferruginea fossilis* Nath., de Mogi, reproduction de la figure 3, pl. VIII du mémoire de M. Nathorst, pour servir de terme de comparaison avec les figures de la planche précédente, spécialement avec la figure 2.

Fig. 4. — *Fagus sylvatica L. diluviana*. feuille provenant des tufs quaternaires du Périgord, pour montrer l'aspect des feuilles du Hêtre européen à l'époque quaternaire, grandeur naturelle. La figure 2, qui représente une feuille du miocène supérieur, montre le point de départ et la figure 4 le point d'arrivée des séries de modifications auxquelles le type *Fagus* a donné lieu en France dans l'espace intermédiaire entre le miocène et le quaternaire.

Planche VIII.

Fig. 1. — *Lindera latifolia* Sap., feuille presque entière provenant des cinérites du Cantal; Saint-Vincent, grandeur naturelle.

Fig. 2. — *Vitis subintegra* Sap., base d'une feuille pour servir de terme de comparaison avec le *Vitis Labrusca fossilis* Nath. de la flore de Mogi, grandeur naturelle.

Planche IX.

Fig. 1. — *Acer lætum pliocenicum* Sap. et Mar., feuille complète provenan du gisement de Saint-Vincent, grandeur naturelle.

Fig. 2. — *Acer palmatum* Thunbg. *pliocenicum* Sap., feuille presque complète, du gisement de Saint-Vincent, grandeur naturelle

ÉTUDE ANATOMIQUE

SUR LES

OMBELLIFÈRES

ET SUR LES PRINCIPALES ANOMALIES DE STRUCTURE QUE PRÉSENTENT LEURS ORGANES VÉGÉTATIFS

Par M. COURCHET.

La famille des Ombellifères, malgré le grand nombre de genres et d'espèces qui la composent, malgré la diversité et l'étendue des régions qu'elle occupe à la surface du globe, constitue un de ces groupes homogènes et bien délimités que l'on désigne, avec beaucoup de justesse, du nom de *familles naturelles* par évidence. En effet, sauf d'assez rares exceptions, l'étroite affinité qui relie ces plantes les unes aux autres se révèle si bien dans leur port, leur mode d'inflorescence, la forme de leurs tiges et de leurs feuilles, et dans bien des cas, jusque dans l'odeur qu'elles exhalent, que leur place naturelle s'impose, en quelque sorte, à l'œil le moins exercé. Mais ce n'est pas seulement dans les caractères extérieurs des Ombellifères que se montre cette parenté intime ; on la retrouve jusque dans la structure de leurs organes. L'anatomie de leurs tiges, de leurs feuilles, de leurs racines et même de leurs fleurs et de leurs fruits se laisse très aisément ramener à un type commun qui se maintient à travers les variations nombreuses qu'impriment à cette structure les conditions soit extérieures, soit inhérentes au végétal lui-même, et que l'on retrouve jusqu'au milieu des anomalies profondes que présentent certaines de ces plantes. Disons toutefois qu'à cet égard on ne saurait séparer des Ombellifères les Araliacées qui s'en rapprochent tellement, du reste, par leurs caractères botaniques, qu'on les y adjoint souvent à titre de simple tribu.

Malgré les particularités anatomiques intéressantes que

présentent les organes reproducteurs des Ombellifères, nous ne nous occuperons dans ce travail que de leurs organes végétatifs. Pour chacun d'eux nous ferons tout d'abord succinctement connaître le type normal de structure, et nous décrirons ensuite les principales divergences et les anomalies les plus intéressantes que présente leur organisation.

I. — Tige.

Type normal. — La tige des Ombellifères, cylindrique dans son ensemble, est le plus souvent marquée de cannelures et de sillons longitudinaux plus ou moins profonds. La moelle est volumineuse, mais se résorbe ordinairement vers le centre, ne laissant persister que des sortes de diaphragmes qui interrompent, à chaque insertion foliaire, la cavité tubulaire ainsi produite.

Sur une section transversale, cette tige se montre très nettement divisée en une zone corticale relativement mince, et un cylindre central qui, à lui seul, la constitue presque tout entière. Ce dernier renferme lui-même un parenchyme médullaire très large, la zone ligneuse étant, en général, très étroite. Examinée au microscope, cette tige laisse voir, de dehors en dedans, les parties suivantes (pl. X, fig. 1 et 2) :

1° Un épiderme (fig. 1, *ep*) plus ou moins épais, et constitué soit par une seule assise cellulaire, soit par deux ou plusieurs assises ;

2° Le parenchyme cortical qui, lui-même, peut être subdivisé en deux régions : une extérieure très riche en chlorophylle, une interne incolore, plus large que la première, formée d'éléments plus lâchement unis entre eux et d'un plus grand diamètre (pl. X, fig. 2) ;

3° Un faisceau de collenchyme occupant dans toute sa longueur chacune des côtes longitudinales de l'axe (fig. 1 et 2, *col*). Ces faisceaux se montrent plus ou moins réniformes en section transversale, leur concavité étant tournée vers le centre de l'organe. Il existe encore ordinairement d'autres

traînées de collenchyme (fig. 2, *co'*.) en face des faisceaux correspondant à l'intervalle laissé entre les arêtes. On peut considérer la présence et la disposition de ce tissu de soutien comme un des traits anatomiques les plus caractéristiques des tiges d'Ombellifères ; à cet égard, pourtant, il convient d'assigner une valeur plus considérable encore à l'appareil sécréteur dont nous allons maintenant parler.

4° Dans la concavité de chacun des faisceaux collenchymateux, tantôt presque enclavé dans sa partie interne, tantôt séparé de lui par plusieurs assises de cellules corticales, se montre un méat arrondi (pl. X, fig. 1 et 2 *cs*), bordé de cellules à contenu trouble et granuleux : ce sont les *canaux sécréteurs.* Placés isolément, en général, en dedans du collenchyme, ces derniers peuvent s'y trouver aussi réunis au nombre de deux ou plusieurs, ainsi qu'on l'observe en particulier chez le *Smyrnium Olusatrum* où les amas collenchymateux sont souvent très larges. Plus rarement enfin, des canaux de ce genre se rencontrent au milieu même du collenchyme.

5° Les faisceaux apparaissent constitués, comme à l'ordinaire, de deux parties : l'une extérieure libérienne, l'autre interne ligneuse. Sauf chez les Ombellifères frutescentes, le cambium disparaît de bonne heure, et le faisceau acquiert rapidement sa constitution définitive. L'un des traits les plus caractéristiques du liber chez ces végétaux consiste dans l'absence de véritables fibres ; il est tout entier constitué par un tissu cellulaire à éléments petits et très inégaux de volume (fig. 1 et 3, *l*). M. Trécul le désigne du nom de *tissu cribreux.* Je n'ai pu apercevoir les cribles des tubes grillagés, dont l'observation nécessite probablement l'emploi de grossissements très considérables, en raison de l'exiguïté de ces éléments. Le bois (fig. 1, *v*) est formé de fibres ligneuses à parois peu épaisses, et de vaisseaux ponctués ou rayés dans la partie externe et moyenne du faisceau, spiralés, spiro-annelés et annelés au voisinage de la moelle.

Ainsi constitués, les faisceaux libéro-ligneux sont de deux ou trois grandeurs différentes, les plus puissants correspondant

chacun à une côte de la surface, les autres n'étant parfois représentés que par un petit îlot de liber mou et quelques fibres ligneuses.

En général, le parenchyme fondamental se modifie dans l'intervalle des faisceaux pour former un tissu de soutien qui les relie en un cercle continu, et sépare ainsi la moelle du parenchyme cortical. Tantôt à peine distinct du parenchyme ambiant, ce tissu acquiert parfois, ainsi qu'il sera dit plus loin, tous les caractères d'un véritable sclérenchyme. Dans les cas les plus ordinaires, chez les *Coriandrum* par exemple, il est composé de cellules arrondies, fortement unies entre elles sans méats, à parois épaissies, blanches et nacrées. En coupe longitudinale, ces éléments se montrent disposés en séries, très allongés, et séparés les uns des autres par des cloisons fortement inclinées. Ce tissu passe, d'ailleurs, peu à peu au parenchyme médullaire vers l'intérieur, tandis qu'en dehors il se sépare du tissu cellulaire cortical par une ligne de démarcation bien tranchée.

6° La moelle, ainsi que nous l'avons dit plus haut, est très volumineuse et se résorbe généralement vers le centre. Le seul caractère qui la distingue, dans une tige d'Ombellifère normale, consiste dans la présence de canaux sécréteurs, irrégulièrement répartis dans sa masse, ou localisés dans sa région périphérique. Dans l'un et l'autre cas, du reste, on rencontre presque toujours l'un de ces canaux exactement placé en face de chacun des faisceaux libéro-ligneux.

Il résulte de cette disposition qu'une ligne radiale passant par une arête de la tige et par son centre rencontre de dehors en dedans :

1° L'épiderme ;

2° Un faisceau de collenchyme ;

3° Un canal sécréteur au sein du parenchyme cortical ;

4° Un faisceau libérien ;

5° Un faisceau ligneux ;

6° Un second canal sécréteur dans la moelle périphérique ;

7° Le parenchyme médullaire central rarement persistant.

Sans vouloir insister plus longuement sur cette structure normale, nous dirons seulement que l'inégalité des faisceaux sur une coupe transversale s'explique parfaitement si l'on tient compte de la manière dont se comportent les faisceaux qui descendent des pétioles et des gaines foliaires dans le cylindre vasculaire de la tige et des rameaux. On sait en effet que, chez ces végétaux, la gaine embrasse l'axe sur presque tout son pourtour. Or, les cordons libéro-ligneux qui, de cette gaine, pénètrent dans l'axe, descendent en s'atténuant de plus en plus et en s'anastomosant de diverses manières avec les faisceaux issus de feuilles inférieures et plus anciennes. Il en résulte qu'une section transversale peut rencontrer : 1° des faisceaux très développés issus de la feuille immédiatement supérieure ; 2° des faisceaux un peu moins considérables provenant de la seconde feuille au-dessus ; 3° enfin d'autres faisceaux, parfois à peine indiqués, provenant de feuilles plus jeunes encore. L'anastomose des faisceaux dans les nœuds foliaires explique pourquoi leur nombre ne s'accroît pas d'une manière en quelque sorte indéfinie, du sommet vers le bas de l'axe.

MODIFICATIONS DE STRUCTURE ET ANOMALIES.

Les cas où la structure de la tige, chez les Ombellifères, s'écarte du type ordinaire que nous venons d'exposer peuvent être distingués en deux groupes : ceux qui ne constituent que de simples modifications de ce type, et ceux qui doivent être considérés comme de véritables anomalies.

Parmi les cas où la structure se trouve simplement modifiée, et sur lesquels nous passerons très brièvement, nous pouvons signaler les suivants :

1° Dans certaines espèces, les arêtes étant nulles ou peu distinctes, le collenchyme peut manquer absolument, ou former autour de la tige une zone ininterrompue. La première disposition nous est offerte par l'*Hydrocotyle vulgaris*. Dans les tiges grêles et rampantes de cette Ombellifère, le système libéro-ligneux n'est représenté que par six faisceaux environ,

peu développés et très distants les uns des autres, rangés autour d'une moelle abondante. En dehors de chacun d'eux, et immédiatement appliqué contre le liber, se montre un canal sécréteur séparé de l'épiderme par une large zone de parenchyme cortical très lacuneux, mais formé d'éléments tous semblables. Nous trouvons un exemple de la seconde disposition dans les tiges épaisses et les gros rameaux des *Bubon*. Chez le *Bubon Galbanum* par exemple, on rencontre, immédiatement au-dessous de l'épiderme, une première zone formée par deux ou trois séries de cellules à parois épaissies et nacrées, tandis que plus à l'intérieur, au sein même du parenchyme cortical, se montre une seconde zone plus puissante que la première, continue comme elle, et présentant tous les caractères d'un véritable collenchyme. Cette dernière correspond vraisemblablement au collenchyme en faisceaux des Ombellifères ordinaires, la première zone pouvant être considérée comme un simple renforcement de l'épiderme.

2° Dans les tiges âgées des Ombellifères frutescentes, chez le *Bupleurum fruticosum* par exemple, le système libéro-ligneux, au lieu d'être réparti en faisceaux distincts, constitue autour de la moelle un cercle épais et continu, traversé par de nombreux rayons médullaires. Mais chez les tiges jeunes de ces mêmes espèces, les faisceaux sont encore isolés, et la disposition est alors identique à celle que l'on observe chez les Ombellifères à tige herbacée. Le bois forme encore une zone épaisse et ininterrompue dans les tiges souterraines vivaces des Ombellifères dont les parties aériennes disparaissent pendant l'hiver.

3° Certaines tiges se font remarquer par des gaines plus ou moins solides et plus ou moins puissantes qui se forment autour de leurs faisceaux. Ainsi le *Laserpitium Siler* présente un arc sclérenchymateux puissant en dehors de chaque faisceau libérien. Chez les *Peucedanum*, indépendamment d'un pareil arc sclérenchymateux au dehors du liber, le bois de chaque faisceau est encore protégé par une gaine semblable latéralement et du côté de la moelle. Enfin chez d'autres Ombelli-

fères, l'*Echinophora spinosa* en particulier, ce tissu fibreux ne constitue pas seulement, autour de chaque faisceau, une gaine complète, mais encore s'insinue entre le bois et le liber qui se trouvent ainsi complètement séparés (pl. X, fig. 2 et 3). Ce sclérenchyme occupe aussi les intervalles entre les faisceaux. Ce n'est là qu'une exagération de ce que nous avons vu se produire chez beaucoup d'Ombellifères herbacées, où le tissu conjonctif s'organise d'une façon spéciale au niveau du cylindre libéro-ligneux. Mes observations personnelles ne me permettent d'ailleurs d'émettre aucune opinion sur le rôle mécanique ou physiologique de ce tissu, ni sur la relation qui existe entre sa présence et les conditions dans lesquelles végète la plante.

4° Les espèces du genre *Sium* présentent dans leurs tiges des faisceaux assez espacés, oblongs ou presque triangulaires, à droite et à gauche de chacun desquels on aperçoit deux faisceaux symétriques et uniquement fibreux.

5° Des différences moins importantes résultent de la présence de canaux sécréteurs dans telle ou telle région de l'axe. M. Trécul distingue, à ce point de vue, dix combinaisons distinctes que je ne crois pas utile d'énumérer ici.

Il nous reste à parler maintenant des anomalies réelles que présentent les tiges d'Ombellifères, anomalies qui toutes résultent de la présence de faisceaux libéro-ligneux en dedans du cylindre vasculaire normal. Je distingue à cet égard deux cas qui se rencontrent parfois isolément, mais qui peuvent aussi se montrer simultanément dans une même tige :

1° Faisceaux surnuméraires épars au sein du parenchyme médullaire ;

2° Faisceaux surnuméraires existant au pourtour de la moelle, orientés d'une manière constante en face des faisceaux normaux.

A. — Au premier type se rattachent les tiges des *Silaus pratensis*, *Peucedanum Oreoselinum*, *Opopanax Chironium*, *Ferula communis*, et quelques autres. Quant au nombre des

faisceaux ainsi dispersés dans la moelle, il varie, non seulement d'une espèce à l'autre, mais encore, dans une même tige, avec le niveau auquel on pratique la coupe : ils sont d'autant plus nombreux qu'ils sont situés plus bas sur l'axe. Leur présence, d'ailleurs, ne doit être considérée que comme un caractère purement spécifique.

D'après les données de Richardt et de Jochmann, ces faisceaux sont entièrement indépendants, non seulement des faisceaux du cercle normal, mais encore des rameaux et des feuilles. On les voit s'anastomoser diversement à chaque nœud, entremêlés de canaux sécréteurs. De ces anastomoses se détachent les faisceaux médullaires de l'entre-nœud suivant.

Les faisceaux surnuméraires, ainsi isolés, m'ont offert deux formes différentes par la position relative des deux éléments, ligneux et libérien, qui les constituent. Dans ceux du premier groupe, le liber et le bois se montrent simplement juxtaposés, comme chez les faisceaux normaux dont ils reproduisent la structure, mais avec un degré de simplicité bien plus considérable (pl. XI, fig. 1). Comme ces derniers, ils s'accroissent pendant un temps très court à l'aide d'un cambium (*c*) qui sépare le bois du liber, et chacun d'eux se montre le plus souvent environné par une sorte de gaine formée par du parenchyme fondamental modifié (*pm*), en tout comparable à celui que nous avons vu relier souvent entre eux les faisceaux normaux. Leur forme et leur volume sont très variables, et leur orientation ne paraît soumise à aucune loi, ce qui confirme les données de Jochmann au sujet de leur indépendance.

Dans les faisceaux isolés du second groupe, les deux éléments du faisceau libéro-ligneux forment deux cylindres concentriques, le liber étant plus ou moins complètement entouré par un anneau de vaisseaux et de fibres. Je n'ai jamais rencontré de faisceaux isolés ainsi constitués que dans la moelle des *Œnanthe*, où nous verrons exister en même temps des faisceaux surnuméraires dépendant des faisceaux normaux; mais ils se rencontrent, au contraire, dans les pétioles de

beaucoup d'Ombellifères des genres *Thapsia*, *Echinophora*, *Æthusa*, etc. (pl. XI, fig. 2).

B. — Au second type se rattache l'organisation que possèdent certaines tiges d'*Œnanthe*, des *Œ. crocata* et *globulosa* entre autres. Chez ces espèces, indépendamment de quelques faisceaux épars dans la moelle, on en trouve d'autres dans la moelle périphérique, dont la structure et la disposition méritent d'être étudiées de plus près. Si nous prenons comme exemple une tige d'*Œ. crocata*, nous retrouverons, d'ailleurs, la structure que nous avons considérée comme typique chez les Ombellifères (pl. XI, fig. 3) : à chaque arête correspondent, comme à l'ordinaire, une traînée de collenchyme (*co*), un canal sécréteur (*cs*), et l'un des faisceaux principaux de la tige (*v*). Les faisceaux vasculaires, nombreux et très rapprochés, sont très riches en vaisseaux, et forment dans la moelle des saillies cunéiformes ; le canal sécréteur correspondant de l'écorce est immédiatement appliqué en dehors de leur liber. Mais en dedans du cylindre libéro-ligneux normal, existe un second système de faisceaux en tout comparables aux premiers (pl. XI, fig. 3 et 4, *v'*), orientés en sens inverse, de telle sorte que leur liber est dirigé vers le centre de la moelle et leur bois vers la périphérie, tout contre le bois du faisceau normal correspondant. La même symétrie s'observe dans la composition du faisceau surajouté, les vaisseaux spiralés et spiro-annelés de ce dernier étant dirigés en dehors, les gros vaisseaux rayés et ponctués vers le centre de l'axe. On trouve un faisceau semblable en face de chacun des faisceaux normaux principaux de la tige. Il n'est même pas rare de rencontrer, en face de l'un de ces derniers, trois faisceaux surajoutés dont l'un (pl. XI, fig. 3 et 4, *v'*) lui est directement opposé, tandis que les deux autres (*v''*) sont symétriquement placés à droite et à gauche, leurs régions ligneuses étant tournées l'une vers l'autre. Cet ensemble offre alors l'aspect d'un petit système de quatre faisceaux disposés en croix, et séparés par des rayons parenchymateux très larges en dehors, terminés en pointe en dedans

Quant aux faisceaux isolés au milieu de la moelle, ils présentent, ainsi que nous l'avons indiqué déjà, un liber central et un bois périphérique.

Les faisceaux surnuméraires inverses, voisins du cylindre vasculaire, par leur position et leur orientation constantes, sont évidemment en relation étroite avec les faisceaux normaux, auxquels ils sont, du reste, reliés souvent par un tissu cellulaire à très petits éléments, assez semblable au liber. M. Trécul, dans un de ses mémoires, mentionne ces faisceaux internes, qu'il compare aux faisceaux composés que l'on trouve dans le pétiole du Panais et des *Aralia esculenta* et *chinensis*. Il admet que ces formations se constituent aux dépens du *tissu cribreux* qui environne en partie les faisceaux normaux, et forme à leur partie interne des amas plus ou moins considérables.

Il est bon de faire remarquer ici que les faisceaux inverses de la moelle périphérique ne sont pas essentiellement distincts des faisceaux isolés et à bois annulaire, auxquels ils sont rattachés par des formes de transition bien ménagées. On remarque, en effet, que les premiers ne sont pas tous également rapprochés des faisceaux normaux. Très semblables à ces derniers quand ils leur sont accolés, on les voit, au contraire, se modifier d'autant plus qu'ils s'en éloignent davantage, leur système vasculaire offrant alors une tendance à s'étendre plus ou moins de chaque côté du liber, de façon à l'environner plus ou moins complètement; enfin l'anneau vasculaire est complet dans les faisceaux du centre.

La gaine et le pétiole des feuilles de l'*Œnanthe crocata* ont une organisation comparable à celle des tiges, à cette différence près que les faisceaux inverses périphériques sont bien moins nombreux que les faisceaux indépendants à bois annulaire, ce qui est le contraire dans la tige. Or, des coupes longitudinales menées les unes à la fois à travers la tige et le pétiole, les autres dans la tige seule, mais sur la longueur de plusieurs entrenœuds, permettent de constater les rapports de ces divers fais-

ceaux entre eux. On voit alors que les faisceaux arrondis de la gaine et du pétiole passent dans la tige pour se continuer dans les faisceaux surnuméraires inverses de cette dernière ; on voit encore que dans la tige, parmi les faisceaux médullaires indépendants d'un entre-nœud, les uns s'anastomosent entre eux dans les nœuds foliaires, de telle sorte qu'il est difficile d'en suivre la marche, tandis que d'autres, se rapprochant de la périphérie, se continuent directement dans les faisceaux inverses de l'entre-nœud suivant.

La tige de l'*Œ. globulosa* m'a présenté les mêmes particularités de structure. L'*Œ. pimpinelloides* possède aussi des faisceaux inverses dans sa tige, mais peu développés. Enfin la tige de l'*Œ. fistulosa* n'offre rien de particulier ; mais nous verrons que cette espèce se rattache aux précédentes par l'anomalie de ses racines adventives.

II. — Feuille.

Type normal. — Les détails que nous avons donnés sur la structure normale des tiges nous dispenseront d'entrer dans de longs développements au sujet des feuilles. On retrouve, en effet, dans la gaine et surtout dans le pétiole, l'ensemble des caractères qui distinguent la structure des tiges.

La gaine possède, au milieu d'un parenchyme plus ou moins abondant, des faisceaux à peu près également distants les uns des autres, dans chacun desquels la partie libérienne est tournée en bas et en dehors, la partie ligneuse en haut et en dedans. Le faisceau médian dorsal est le plus volumineux ; le volume des faisceaux latéraux va diminuant ensuite à droite et à gauche, de telle sorte que les plus éloignés sont simplement fibreux. A mesure qu'on remonte vers le pétiole, on voit la gaine devenir plus étroite tandis que son épaisseur augmente ; en même temps ses deux bords tendent à se rapprocher en dessus, et le large sillon qu'ils limitaient se change peu à peu en une étroite gouttière, ou même s'efface entièrement. Tandis que celle-ci tend ainsi à se fermer, on voit les deux extrémités de l'arc

vasculaire se rapprocher l'un de l'autre, ou même se rejoindre en un cercle complet; mais le faisceau médian inférieur conserve ordinairement un volume plus considérable.

Les deux traits principaux qui, chez les Ombellifères, distinguent le pétiole de la tige, sont les suivants : 1° il n'existe pas, dans le pétiole, de faisceaux de deux ou trois grandeurs différentes, alternant entre eux d'une manière plus ou moins régulière; 2° le tissu fondamental qui existe entre les faisceaux ne se spécialisant pas, ces derniers restent très distinctement séparés par le parenchyme ambiant non modifié. Le rachis et ses ramifications possèdent la même structure essentielle que le pétiole, mais avec une simplicité de plus en plus considérable. Enfin les nervures du limbe sont réduites à un seul faisceau, mais toujours accompagné d'un canal sécréteur au moins.

Le parenchyme foliaire n'offre rien de spécial à signaler. Chez les feuilles épaisses et charnues, comme celles des *Crithmum* et des *Echinophora*, le centre de l'épaisseur du limbe est occupé par un parenchyme à grandes cellules incolorés, limité sur tout son pourtour par du tissu cellulaire vert.

Faisceaux surnuméraires de la gaine et du pétiole. — Les gaines foliaires et les pétioles présentent souvent des anomalies semblables à celles que nous avons signalées dans les tiges. Toutes les Ombellifères dont la tige possède des faisceaux surnuméraires en présentent aussi dans leurs feuilles; mais beaucoup d'espèces en présentent dans leurs feuilles, sans que la tige s'écarte du type normal.

Les deux formes de faisceaux médullaires isolés (faisceaux à bois et liber juxtaposés, faisceaux à bois et liber concentriques) se retrouvent encore ici; mais les faisceaux à bois annulaire sont beaucoup plus fréquents que dans la tige. Parfois, ainsi qu'on l'observe dans le pétiole du Panais, les faisceaux médullaires sont composés d'un amas de bois pourvu de deux arcs libériens diamétralement opposés. Cette disposition résulte évidemment de la fusion de deux faisceaux accolés par leur partie ligneuse, ainsi que le prouve la présence simultanée de

faisceaux, les uns incomplètement confondus, les autres simplement voisins. On trouve encore souvent dans cette même espèce, à côté des faisceaux composés à deux libers dont il vient d'être question, des groupes de deux ou plusieurs faisceaux accolés par leurs parties latérales. Enfin, dans ce même pétiole, tous les faisceaux du cercle normal possèdent eux-mêmes un liber externe et un liber interne tout aussi développé. Il est permis de supposer qu'ils résultent de l'adjonction, à chacun des faisceaux normaux, d'un second faisceau orienté en sens inverse, comparable à ceux que nous avons étudiés dans les tiges des *Œnanthe*.

Les faisceaux de la gaine et du pétiole de l'*Apium graveolens* (pl. XI, fig. 5) sont aussi composés, et résultent évidemment de la fusion de trois faisceaux dont un médian (v) très volumineux et deux latéraux (v') symétriquement placés, à liber dirigé en dehors. Ces trois faisceaux sont entièrement confondus par leurs parties ligneuses, mais leurs systèmes libériens sont demeurés parfaitement distincts (l, l'). La variété *dulce*, où cette particularité est plus accentuée que dans la forme sauvage, présente même des faisceaux ainsi composés, mais dont l'arc libérien externe est lui-même traversé par un petit faisceau vasculaire arrondi (v'').

La disposition des faisceaux médullaires dans les pétioles est plus ou moins régulière. Ils sont, chez le Panais, dispersés sans ordre et diversement orientés. Le pétiole de l'*Echinophora* présente au contraire, au milieu de la moelle, des faisceaux formant un ensemble symétrique. Chez l'*Æthusa Cynapium* il n'existe qu'un seul faisceau surnuméraire à bois annulaire (pl. XI, fig. 2), placé dans la moelle en face du faisceau médian. Chez l'*Imperatoria Ostruthium* on trouve, dans le plan médian du pétiole, trois gros faisceaux alignés dont le liber est tourné vers le côté inférieur du pétiole, l'élément ligneux vers le haut. Pleine d'abord, la moelle se détruit bientôt à droite et à gauche de cette rangée de faisceaux, qui demeurent unis par une lame de parenchyme, et divisent ainsi la cavité centrale en deux compartiments.

III. — Racine.

Type normal. — Une racine normale d'Ombellifère présente, comme la tige et la feuille, un type de structure dont la Livèche, l'Angélique, le Panais, etc., nous offrent des exemples bien connus. Cette racine, après le développement des formations secondaires, présente, de dehors en dedans :

1° Un périderme brun ;

2° Une première zone de parenchyme cortical, à cellules ordinairement allongées dans le sens transversal, et au milieu desquelles on aperçoit quelques canaux sécréteurs ;

3° Une seconde zone corticale, généralement beaucoup plus puissante que la première, dont elle se distingue, du reste, par la présence de rayons médullaires, et la disposition en files radiales plus ou moins régulières des éléments qui la constituent. Ces derniers, distincts seulement des cellules extérieures par leur calibre moins considérable et l'épaississement un peu plus prononcé de leurs parois, représentent à peu près exclusivement l'élément libérien dans les racines d'Ombellifères. Ce qui caractérise surtout cette zone, c'est la présence de canaux sécréteurs, souvent très nombreux, et disposés en files radiales et en zones concentriques. Nous pouvons citer en particulier les racines des *Thapsia* et des *Ferula*, remarquables par le nombre de leurs canaux régulièrement rangés en séries concentriques dans le liber. Dans les racines âgées, le parenchyme cortical et la zone libérienne sont, le plus souvent, lacérés en divers sens, dans le sens radial surtout, parfois en partie détruits, et la disposition des canaux devient alors difficile à observer ;

4° Une zone cambiale ;

5° Le bois dont l'épaisseur est généralement moindre que celle du parenchyme cortical et du liber réunis. Cette région se montre en général formée de fibres à parois peu épaisses et de parenchyme ligneux, au milieu desquels on trouve des vaisseaux formant des séries plus ou moins irrégulières, interrom-

pues, souvent convergentes en V, ou des amas plus ou moins volumineux. Le parenchyme ligneux peut prendre un développement prédominant et se gorger de fécule, comme on l'observe dans la Carotte ;

6° Enfin la moelle qui, d'ailleurs, fait souvent défaut. Ce dernier cas se présente surtout, comme on l'observe dans la généralité des Dicotylédones, dans les racines latérales.

C'est surtout dans son développement que la racine des Ombellifères se distingue de celle des autres familles. Les particularités intéressantes que présente cette évolution ont été étudiées avec beaucoup de soin et exposées avec détail par M. Van Tieghem dans deux mémoires remarquables dont je ne puis donner ici qu'un résumé des plus rapides.

Le jeune pivot des Ombellifères ne se distingue tout d'abord en rien de celui des autres végétaux Phanérogames. L'endoderme apparaît avec ses caractères ordinaires, séparant en deux régions concentriques (écorce et cylindre central) le parenchyme fondamental de la racine. Le péricambium, ou assise rhizogène, se montre en dedans de l'assise protectrice, avec ses cellules alternes à celles de cette dernière. Bientôt se forment, par voie centripète, deux lames vasculaires diamétralement opposées, et deux amas de liber primaire alternes avec elles. Jusqu'ici, rien encore de particulier ne caractérise la jeune racine. Mais à ce moment les deux cellules de l'assise rhizogène adjacentes aux deux lames vasculaires, et dont la cloison commune est située dans le plan même de ces lames, se divisent chacune par une cloison oblique en une grande cellule interne et une petite cellule externe, et bientôt les quatre cellules ainsi formées, se séparant à leur point de rencontre et arrondissant leurs angles, déterminent la production d'un petit méat quadrangulaire. Ainsi se forment, en face des deux lames vasculaires, les deux premiers canaux sécréteurs de la racine, aux dépens de l'assise rhizogène. Or on sait que chez à peu près toutes les Phanérogames, les radicelles naissent aux dépens des cellules du péricambium immédiatement en contact avec les formations vasculaires. Un rôle tout spécial est,

au contraire, réservé à ces cellules chez les Ombellifères. La faculté de produire des radicelles sera donc dévolue, chez ces derniers végétaux, ainsi que chez les Araliacées et les Pittosporées, qui présentent les mêmes particularités de structure, aux éléments de l'assise rhizogène situés en dehors des lames vasculaires, en face ou sur les côtés des arcs libériens. Or, au sommet de chacun de ces derniers se montre en outre un canal sécréteur limité en dehors par deux cellules de l'assise rhizogène, en dedans par trois cellules libériennes. Ici encore les radicelles ne pourront prendre naissance; elles devront dès lors se former aux dépens des cellules péricambiales comprises entre le canal libérien et le canal superposé aux lames vasculaires. Chaque radicelle traverse l'écorce en faisant avec le plan vasculaire un angle de 45 degrés, et elle insère ses vaisseaux sur les vaisseaux moyens de la lame vasculaire voisine, à l'aide d'une amorce qui vient rencontrer cette dernière au foyer correspondant de l'ellipse que forme le cylindre central. Il résulte de ces particularités que chez les Ombellifères, de même que chez les Araliacées et les Pittosporées :

1° Les radicelles sont en nombre de séries longitudinales double de celui des lames vasculaires;

2° Qu'elles alternent non seulement avec ces lames vasculaires, mais encore avec les arcs libériens.

Les choses se passent dans les racines adventives de la même manière que dans le pivot, avec cette différence que le nombre des formations primaires, et par suite le nombre des canaux sécréteurs et des séries longitudinales de radicelles, y est très variable. Il y a, par exemple, six à huit lames vasculaires dans les racines adventives chez le *Sanicula europæa*, quatre ou cinq chez l'*Œnanthe fistulosa*, jusqu'à neuf et au delà chez les *Œnanthe globulosa* et *crocata*, etc.

Nous n'insisterons pas sur le mode de production des formations secondaires. Le cambium qui apparaît tout d'abord en dedans des arcs libériens pour se continuer plus tard, en dehors des lames vasculaires, en une zone continue, ne produit que du parenchyme en dedans et du liber en dehors en face

de ces lames, tandis qu'il donne à la fois du liber, des vaisseaux et des fibres ligneuses au niveau des faisceaux libériens primaires. Il résulte de ces faits que : 1° les canaux sécréteurs correspondant aux lames vasculaires sont peu à peu repoussés, ainsi que l'endoderme, vers la périphérie, par le parenchyme nouveau qui se forme à leur partie interne; 2° les formations ligneuses secondaires sont séparées par de larges rayons parenchymateux au niveau des lames vasculaires. Quant à l'assise rhizogène, ses cellules se divisent pour produire en dehors un suber, en dedans un parenchyme cortical secondaire. Enfin dans la racine adulte toute l'écorce primaire, y compris l'endoderme, s'étant exfoliée, la zone péridermique et le parenchyme cortical que nous avons décrits plus haut sont d'origine secondaire, et nous venons de voir comment ils naissent aux dépens du péricambium.

Racines anormales. — Les racines de certaines Ombellifères présentent des particularités intéressantes. Parmi les cas d'anomalie que nous offrent ces organes, nous ne décrirons avec détail que ceux des *Œnanthe* proprement dits.

Chez les espèces de ce genre, le pivot rentre d'abord tout à fait dans le type normal, tel qu'il a été décrit par M. Van Tieghem. Il en est ainsi du moins au début, et j'ignore encore s'il se modifie plus tard; car je n'ai pu l'étudier jusqu'ici que sur des individus très jeunes, et chez les plantes adultes que j'ai observées, il avait depuis longtemps été remplacé par les racines adventives. Ces dernières naissent par faisceaux des nœuds foliaires inférieurs; quelques-unes d'entre elles se renflent et se gorgent de substance amylacée, tandis que d'autres demeurent grêles et cylindriques. C'est aux dépens des aliments de réserve accumulés que se développe au printemps la nouvelle tige feuillée dont les nœuds inférieurs produisent bientôt de nouvelles racines; celles-ci ne tardent pas à se comporter comme celles de l'année précédente. Les *Œnanthe crocata*, *fistulosa*, *globulosa*, possèdent des racines napiformes ainsi tubérisées sur presque toute leur longueur,

tandis que celles de l'*Œ. pimpinelloides* ne se renflent que vers leur extrémité et sur un espace très restreint.

Tout d'abord rien ne révèle à l'extérieur l'organisation complexe de ces racines ; mais plus tard leur surface se creuse de sillons longitudinaux plus ou moins profonds, en nombre variable d'une espèce à l'autre et, dans de certaines limites, dans une seule et même espèce. On en compte souvent neuf chez l'*Œnanthe crocata*, quatre à cinq seulement chez l'*Œnanthe fistulosa*. Nous verrons que ces sillons sont en rapport avec la structure même de l'organe.

La section transversale d'une racine d'*Œnanthe crocata* renflée et complètement formée montre, au lieu du cylindre libéro-ligneux normal, des systèmes vasculaires indépendants les uns des autres, en nombre variable suivant le niveau de la section, et que certains observateurs ont cru devoir considérer à tort comme des radicelles soudées. Ces systèmes sont plongés au milieu d'un parenchyme amylacé qui, chez les racines qui ont déjà cédé leurs aliments d'épargne aux formations nouvelles, se montre desséché ou même partiellement détruit dans l'intervalle de ces faisceaux. C'est par suite du retrait que subit ainsi le parenchyme ambiant dans l'intervalle des systèmes périphériques que les tissus extérieurs, dont nous indiquerons bientôt la nature et l'origine, se moulant en quelque sorte le long de leur trajet, forment ces cannelures et ces sillons dont il a été question déjà. La figure 6 de la planche XII montre une racine adventive de ce genre, jeune encore, prise sur l'*Œ. globulosa*, espèce chez laquelle on retrouve les mêmes traits essentiels de structure que chez l'*Œ. crocata* que nous prenons actuellement comme exemple.

Chacun de ces systèmes partiels dont le nombre, ainsi que l'indique M. Trécul, peut être de vingt-deux et au delà, se montre constitué par un amas de vaisseaux reliés par quelques fibres à parois minces, dont l'ensemble forme le plus souvent une étoile à plusieurs rayons. Cet ensemble est enveloppé d'un parenchyme spécial, très distinct du tissu cellulaire fondamental par la forme rectangulaire de ses éléments, l'absence

de fécule, et leur disposition en files rayonnantes. Ce parenchyme régulier (pl. XII, fig. 6) se confond à la périphérie avec le tissu cellulaire ambiant dans lequel il forme, en face des séries de vaisseaux, des prolongements plus ou moins saillants. Les systèmes périphériques affectent une forme qui déjà laisse prévoir leur origine. Ils présentent en effet, le plus souvent dans leur milieu, une série de vaisseaux orientée dans le sens radial (pl. XII, fig. 4), dont le calibre va en croissant de la périphérie vers le centre. A droite et à gauche se montrent des séries de vaisseaux plus irrégulières, courbes et souvent symétriquement placées, leur convexité étant tournée vers la lame centrale. Quant aux systèmes du milieu de la racine, leurs vaisseaux sont bien moins nombreux en général et disposés d'une façon bien moins régulière. L'ensemble de ces formations est enveloppé par une écorce parenchymateuse très lacuneuse, dont il est séparé, dans les racines jeunes, par un endoderme encore très distinct (pl. XII, fig. 6, *end*).

Les racines renflées de l'*Œnanthe globulosa* sont essentiellement organisées de la même manière; mais le nombre de leurs systèmes périphériques ne dépasse pas ordinairement neuf à dix, et ces derniers sont ordinairement plus simples, souvent même réduits à leur lame centrale (pl. XII, fig. 6).

Le même type d'organisation se trouve encore chez l'*Œ. fistulosa*. Mais il n'existe ici que quatre ou cinq systèmes au plus, et dans les racines âgées les tissus externes, en se moulant sur leur pourtour, donnent à l'organe une forme quadrangulaire ou pentagonale. Par l'arrangement des vaisseaux, les systèmes partiels ressemblent à ceux de l'*Œ. crocata*.

Dans l'*Œ. pimpinelloides*, les portions renflées des racines ne présentent que deux ou trois groupes vasculaires relativement peu développés, noyés au milieu d'un abondant parenchyme amylacé.

Dans les divers cas que nous venons de signaler, des canaux sécréteurs se montrent disséminés, sans relation apparente avec les systèmes vasculaires, au milieu du tissu fondamental.

L'étude organogénique rend parfaitement compte de cette structure si singulière en apparence, et montre qu'elle ne constitue qu'une simple modification du type normal.

Les racines adventives jeunes rentrent tout d'abord complètement dans la règle commune. Les formations vasculaires et libériennes primaires s'y montrent en nombre variable, souvent de neuf et au delà chez l'*Œ. crocata* (pl. XII, fig. 1), de cinq à neuf chez l'*Œ. globulosa* (pl. XII, fig. 5), de trois à cinq chez l'*Œ. fistulosa*, enfin le plus souvent de trois chez l'*Œ. pimpinelloides* (pl. XII, fig. 7). Immédiatement en dehors des lames vasculaires, on voit, comme il a été dit déjà, un canal sécréteur formé aux dépens du péricambium. Bientôt, chez l'*Œ. crocata*, une zone cambiale se constitue en dedans des faisceaux libériens primaires, et donne naissance latéralement à quelques vaisseaux qui viennent s'adjoindre de part et d'autre aux deux lames vasculaires voisines. En même temps le tissu fondamental multiplie ses cellules et se gorge de fécule ; puis, en dedans des formations primaires, au milieu de ce parenchyme amylacé, se différencient un certain nombre de groupes vasculaires (pl. XII, fig. 1, *v'*) d'une façon indépendante des formations précédentes. Dès lors l'ébauche des divers systèmes, qui devront plus tard constituer une racine napiforme, se trouve établie. En effet, les cellules immédiatement voisines des groupes de vaisseaux se cloisonnent tout autour d'eux par voie centripète, de façon à produire des séries de cellules rectangulaires s'irradiant du centre même de chacun de ces systèmes. Telle est l'origine du parenchyme spécial qui enveloppe ces derniers. Chez l'*Œ. crocata* et l'*Œ. globulosa*, les vaisseaux d'origine secondaire restant appliqués contre la lame vasculaire primaire, la disposition étoilée des systèmes périphériques se trouve naturellement expliquée. Quant aux systèmes internes, ils dérivent des vaisseaux que nous avons vus se constituer, d'une manière indépendante, au milieu du parenchyme fondamental, et ce mode de production explique leur forme différente. D'ailleurs, les cellules de l'assise rhizogène et celles qui limitent en dedans

les canaux sécréteurs primaires se divisent ici, comme chez les autres Ombellifères, pour produire un suber et un parenchyme cortical secondaires, et les systèmes périphériques s'écartent ainsi peu à peu de l'endoderme (pl. XII, fig. 2 et 3). Mais l'écorce primitive, bien que réduite à un tissu spongieux, ne se détruit pas en entier ; c'est elle qui constitue l'enveloppe molle et peu adhérente de ces racines. Longtemps on peut apercevoir les groupes libériens primaires (pl. XII, fig. 6, *ll*) vers la périphérie du cylindre central, chez les *Œ. crocata* et *globulosa*. Chez cette dernière espèce, les vaisseaux d'origine secondaire manquent souvent dans les systèmes périphériques, et les systèmes du centre ne renferment souvent qu'un ou deux vaisseaux.

Chez l'*Œ. fistulosa*, par contre, il ne se forme aucun vaisseau indépendant des quatre ou cinq systèmes périphériques ; mais les formations secondaires apparaissent en plus grand nombre, et les groupes vasculaires sont plus complexes.

Chez l'*Œ. pimpinelloides*, des transformations analogues s'observent dans le développement des racines tubérisées. Mais, ainsi que nous l'avons vu, cette tubérisation n'atteint qu'une partie de la racine vers son extrémité ; dans tout le reste de son étendue, celle-ci demeure tout à fait normale et réduite à ses formations primaires. Dans les parties en voie de tubérisation, aux lames primaires peu nombreuses (pl. XII, fig. 7) viennent s'adjoindre quelques vaisseaux d'origine secondaire. Bientôt l'ensemble des formations se divise en deux ou trois parties qui s'écartent l'une de l'autre par suite d'une abondante prolifération du parenchyme intermédiaire.

La structure anormale des racines renflées des *Œnanthe* proprement dits s'explique donc :

1° *Par ce fait que les formations vasculaires primaires, seules ou accompagnées de quelques vaisseaux d'origine secondaire, sont rejetées vers la périphérie, demeurent indépendantes et s'entourent d'un tissu cellulaire spécial ;*

2° *Par la production de nouveaux faisceaux qui, chez cer-*

taines espèces, naissent en dedans des premiers d'une façon indépendante.

Nous terminerons ces observations en faisant remarquer que l'*Œnanthe Phellandrium*, que Linné avait cru devoir placer dans un genre spécial, s'écarte manifestement des autres *Œnanthe* par la manière dont se comportent ses racines adventives. Ces dernières demeurent flasques et spongieuses, toutes égales et grêles. Dans celles que j'ai observées, le cylindre central montrait : 1° deux lames vasculaires primaires diamétralement opposées et réunies au centre, et quelques vaisseaux d'origine secondaire situés à droite et à gauche de ces lames; 2° les deux amas libériens alternant avec ces lames, et séparés d'elles par quelques amas de cellules conjonctives. L'endoderme se montrait distinctement encore, et l'écorce primaire avait persisté, bien qu'extrêmement lacuneuse. Cette structure rentre, comme on le voit, dans le type normal.

Ces recherches ont été accomplies au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de Montpellier.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche X.

Fig. 1. Un des faisceaux principaux de la tige du *Smyrnium Olusatrum*. — *ep*, épiderme; *co*, collenchyme; *cs*, canal sécréteur; *pc*, parenchyme cortical; *l*, liber; *v*, partie vasculaire du faisceau (les dimensions de la figure ne permettent pas de montrer le canal sécréteur médullaire situé dans le même rayon que le faisceau); *m*, moelle.

Fig. 2. Fragment d'une coupe transversale de tige de l'*Echinophora spinosa*. — *g*, gaine des faisceaux. Les autres lettres comme dans la figure précédente.

Fig. 3. Système libérien d'un faisceau de l'*Echinophora*, plus fortement grossi. — *l*, liber; *g*, portion de la gaine.

Fig. 4. Extrémité du même faisceau. — *v*, vaisseau; *g*, gaine.

Planche XI.

Fig. 1. Un faisceau médullaire de la tige du *Thapsia garganica*. — *b*, bois; *l*, liber; *c*, cambium; *pm*, parenchyme de la moelle modifié au voisinage du faisceau.

Fig. 2. Faisceau médullaire indépendant, du pétiole de l'*Æthusa Cynapium.* — *b*, bois annulaire; *l*, liber; *pm*, parenchyme fondamental modifié.

Fig. 3. Une portion de la tige de l'*Œnanthe crocata*, en coupe transversale. — *co*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *v*, faisceaux vasculaires du cercle normal; *v'* faisceaux inverses; *v''*, faisceaux latéraux.

Fig. 4. Système de quatre faisceaux représenté en *v v'v''v''* au milieu de la figure précédente, plus fortement grossi. — *cs*, canal sécréteur situé dans le parenchyme cortical *pm*; *v*, faisceau normal; *l*, liber du faisceau normal; *v'*, faisceau inverse; *v''v''*, faisceaux latéraux.

Fig. 5. Un faisceau composé de la gaine foliaire du Céleri cultivé. — *v*, portion ligneuse du faisceau normal: *v'v'*, portion ligneuse des faisceaux latéraux; *l*, *l'*, *l'*, portions libériennes correspondantes; *v''*, petit faisceau circulaire enclavé dans le liber *l* du faisceau normal.

Planche XII.

Fig. 1. Racine adventive d'*Œnanthe crocata*, encore jeune et non tubérisée. — *pc*, parenchyme cortical; *end*, endoderme; *rz*, assise rhizogène; *cs* canaux sécréteurs; *vv*, lames vasculaires primaires; *v'*, *v'*, premières ébauches des systèmes qui vont se former au centre de la racine.

Fig. 2. Une partie de la coupe précédente plus fortement grossie, pour montrer l'une des lames vasculaires encore adjacente au canal sécréteur primaire *cs*. — *end*, *v'*, comme dans la figure précédente.

Fig. 3. Même région, montrant l'écartement progressif de la lame vasculaire *v* et du canal sécréteur *cs*, grâce à la segmentation des cellules du péricambium et des deux cellules internes du canal sécréteur.

Fig. 4. Un des systèmes périphériques d'une racine napiforme de l'*Œnanthe crocata*. — *v*, lame vasculaire centrale de formation primaire; *v'*, vaisseaux d'origine secondaire; *ps*, parenchyme spécial environnant les vaisseaux.

Fig. 5. Racine adventive jeune d'*Œnanthe globulosa*. — Mêmes lettres et même signification que dans la figure 1.

Fig. 6. Racine renflée d'*Œnanthe globulosa*, presque entièrement formée. — *pc*, parenchyme de l'écorce primaire; *end*, endoderme; *s*, systèmes périphériques; *s'*, systèmes centraux; *pa*, parenchyme fondamental amylacé; *l*, *l*, faisceaux de liber primaire.

Fig. 7. Racine adventive jeune d'*Œnanthe pimpinelloides*. Mêmes lettres et même signification que dans les figures 1 et 5.

SUR QUELQUES GENRES
DE
FOUGÈRES FOSSILES NOUVELLEMENT CRÉÉS

Par M. R. ZEILLER.

J'ai publié ici même, il y a quelques mois, une étude sur divers types de fructifications de Fougères du terrain houiller (1), dans laquelle, m'appuyant sur les caractères des sporanges, j'ai créé quelques genres nouveaux (*Crossotheca*, *Dactylotheca*, *Renaultia*, *Myriotheca*, *Grand'Eurya*) et donné sur d'autres genres déjà connus (*Calymmatotheca*, *Senftenbergia*, *Oligocarpia*, *Hymenophyllites*, *Diplotmema*) des détails permettant de fixer à peu près exactement la place qu'ils doivent occuper dans la classification adoptée pour les Fougères vivantes. Dans un travail plus récent (2), consacré à l'étude des Fougères du culm et du terrain houiller, M. D. Stur, le paléontologiste bien connu de l'Institut I. R. géologique de Vienne, vient de publier d'importantes observations, qui, faites

(1) *Annales des sciences naturelles*, 6e série, *Bot.*, t. XVI, p. 177 à 209; pl. 9 à 12. *Fructifications de Fougères du terrain houiller*. Les pages 177 à 192 ont paru dans le cahier 1-2-3, publié en AOUT 1883, ainsi que l'indique la note inscrite sur la couverture; les pages 193 à 209 ont paru, avec les planches 9 et 12, dans le cahier 4, publié en OCTOBRE 1883, et les planches 10 et 11, omises dans le cahier 4 par suite d'une erreur de brochage, ont paru dans le cahier 5, publié également en OCTOBRE 1883.

(2) *Zur Morphologie und Systematik der Culm und Carbonfarne*. Extrait des *Sitzb. der k. Akad. d. Wissensch.*, Ite *Abth.*, Juli-Heft, Jahrg. 1883, p. 633 à 846, avec 44 figures dans le texte. Il résulte des renseignements qu'a bien voulu me donner M. Carl Gerold's Sohn, éditeur des publications de l'Académie des sciences de Vienne, que ce travail, publié d'abord en tirage à part, a paru le 1er DÉCEMBRE 1883, et que le cahier de juillet des *Sitzungsberichte*, dont il est extrait, n'était pas encore prêt le 8 janvier 1884, mais devait paraître huit ou dix jours plus tard.

avant que l'auteur ait eu connaissance des miennes, sont venues leur apporter sur plusieurs points une confirmation dont j'ai été très heureux; en outre quelques-uns des genres créés dans ce travail se trouvent coïncider exactement avec une partie de ceux que j'ai fait connaître, ce qui semble prouver que ces coupes génériques répondent réellement à des groupes naturels et sont légitimement établies.

Il me paraît utile de donner ici quelques détails sur le travail de M. Stur, aussi bien en ce qui touche les conclusions ou interprétations différentes des miennes que celles pour lesquelles il y a concordance.

Les divers genres examinés par l'auteur sont les suivants : *Rhacopteris* et *Nœggerathia*, qu'il range dans les Ophioglossées; *Aphlebiocarpus*, *Sphyropteris* (nov. gen.), *Hapalopteris* (nov. gen.), *Senftenbergia*, *Grand'Eurya* (nov. gen.), *Hawlea*, *Oligocarpia*, *Discopteris* (nov. gen.), *Saccopteris* (nov. gen.), *Desmopteris* (nov. gen.), *Asterotheca*, *Scolecopteris*, *Renaultia* (nov. gen.), *Diplazites* et *Danœites*, qu'il rapporte aux Marattiacées; *Thyrsopteris* (*Palæothyrsopteris*), *Calymmatotheca*, *Sorotheca* (nov. gen.), qu'il attribue, mais sous réserve, aux Cyathéacées; et enfin *Diplotmema* qu'il place dans les Acrostichées.

Je ne m'arrêterai qu'à ceux de ces genres qui touchent par un point ou un autre à ceux que j'ai moi-même étudiés.

Genre *Hapalopteris*. — Ce genre, fondé sur le mode de constitution ainsi que sur la disposition des sporanges observés sur quelques pennes fertiles de Fougères houillères, est identique par tous ses caractères au genre *Renaultia* que j'ai créé dans le travail précité, et dans lequel j'ai fait rentrer, avec le *Sphenopteris chærophylloides*, chez lequel les sporanges sont isolés au sommet de chaque nervure, des espèces qui, comme le *Sph. gracilis* et le *Sph. microcarpa*, portent des sporanges réunis au nombre de trois à cinq autour de l'extrémité des nervures, mais toujours indépendants les uns des autres. M. Stur a observé, comme moi, au sommet de ces sporanges, quelques cellules légèrement différenciées comme forme, qu'il

compare au rudiment d'anneau apical signalé par M. Strasburger chez les *Angiopteris*.

Il y a donc coïncidence absolue, et le nom générique *Hapalopteris* doit, par conséquent, faire place au nom de *Renaultia*, qui, d'après les dates de publication que je viens d'indiquer (notes de la page 130), se trouve avoir la priorité.

Genre *Senftenbergia*. — M. Stur n'ajoute rien d'essentiel dans son nouveau mémoire à ce qu'il avait dit de ce genre dans la *Culm-Flora*. J'ai indiqué comment il a dû être trompé par un défaut de conservation des échantillons qu'il a examinés, les dimensions mêmes qu'il attribue au sporange du *Senft. elegans* suffisant à prouver qu'il n'a eu sous les yeux que la coiffe et non le sporange complet. Je me bornerai à ajouter que j'ai examiné de nouveau tout récemment, avec M. B. Renault, l'échantillon de cette espèce qui se trouve au Muséum, et que cet examen n'a fait que confirmer nos premières observations, conformes à celles de Corda, en nous montrant des sporanges munis d'une coiffe très accentuée et très nettement limitée. M. Brongniart, dont M. Stur invoque le témoignage, n'avait contesté, d'ailleurs, que la régularité de cette coiffe, et nullement son existence, et l'on peut au surplus, ainsi que je l'ai montré, trouver des sporanges dont la coiffe est tout aussi régulière que Corda l'avait indiqué.

On ne peut donc faire rentrer ce genre parmi les Marattiacées, et il est impossible de lui rapporter, comme le voudrait M. Stur, le *Pecopteris exigua* étudié par M. B. Renault (1); les sporanges de cette espèce ressemblent, comme forme et comme constitution, à ceux qui m'ont servi à établir le genre *Dactylotheca*, mais ils n'affectent pas la même disposition, étant nettement perpendiculaires au limbe au lieu d'être appliqués sur les nervures, et le limbe étant lui-même très réduit.

Genre *Grand'Eurya*. — M. Stur réunit sous ce nom deux *Pecopteris* étudiés par M. B. Renault sur des échantillons sili-

(1) *Cours de Botanique fossile*, 3e année, p. 115, pl. 19, fig. 13 à 18.

cifiés et décrits par lui comme *P. oreopteridia* (1) et *P. densifolia* (2). Il n'y a donc aucun rapport entre ce genre *Grand'Eurya* et celui que j'ai fait connaître dans mon travail; le nom de M. Stur, plus récent, devrait par conséquent être remplacé par un autre s'il s'agissait réellement d'un type générique innommé; mais, ainsi que M. B. Renault a bien voulu me le faire remarquer, ces deux *Pecopteris* ne se distinguent par aucun caractère essentiel de tous ceux du groupe du *P. cyathea* : ils présentent seulement, de chaque côté de la nervure médiane, deux séries de synangium au lieu d'une seule. Or ce caractère ne paraît pas suffisant pour motiver la création d'un genre nouveau, pas plus que dans le genre *Phlebodium*, par exemple, les variations du nombre des séries longitudinales de sores n'ont motivé l'établissement de subdivisions distinctes. D'autre part, le caractère fondamental indiqué par M. Stur pour son genre *Grand'Eurya*, à savoir que les sporanges seraient indépendants les uns des autres, ne repose que sur une erreur d'interprétation : les coupes transversales de groupes de sporanges figurées par M. B. Renault, passant près du sommet de ceux-ci, montrent en effet des sporanges libres, ouverts vers le centre de chaque groupe, comme il arrive, par exemple, pour l'une des figures du *Pecopteris geriensis* (3), et comme il arriverait pour tout autre synangium d'*Asterotheca* ou de *Scolecopteris* si la coupe passait au-dessus du point où les sporanges deviennent libres; mais, à leur base, les sporanges des *P. oreopteridia* et *densifolia* étudiés par M. B. Renault sont bien réellement soudés en synangium, et il suffit, pour s'en assurer, de se reporter aux dessins de ces fructifications et aux indications très précises données dans le texte par l'auteur.

Genre *Oligocarpia*. — M. Stur range, comme par le passé, ce genre parmi les Marattiacées; mais je dois signaler dans son travail deux points qui viennent confirmer mes conclusions

(1) *Cours de Botanique fossile*, 3e année, p. 110, pl. 19, fig. 7 à 12.
(2) *Ibid.*, p. 113, pl. 19, fig. 1 à 6.
(3) *Ibid.*, pl. 22, fig. 4.

et apporter une nouvelle preuve en faveur de l'attribution des *Oligocarpia* aux Gleichéniacées : d'une part il figure (p. 688, fig. 16) un sore d'*Ol. Brongniarti* composé de neuf sporanges, dont six étalés en étoile et trois dressés au centre, qui présente la ressemblance la plus frappante avec les sores de Gleichéniacées, et notamment avec le sore de *Mertensia dichotoma* que j'ai figuré (1). D'autre part, il reproduit (p. 687, fig. 15) le dessin, donné dans la *Culm-Flora*, des sores de l'*Ol. lindsæoides* et d'un sporange détaché qu'il regarde comme appartenant à cette espèce. Ce sporange, en forme de poire et comme tronqué du côté le plus large, présente bien, du côté opposé, des cellules toutes égales, rayonnant autour du point que M. Stur suppose être le sommet ; mais je remarque que, vers l'extrémité élargie du sporange, les cellules, très allongées, constituent, parallèlement à l'espèce de troncature qui est censée être la base, un anneau transversal parfaitement net. Il faut donc voir dans l'extrémité rétrécie le point d'attache du sporange, tandis qu'autour du sommet fortement renflé règne un anneau semblable à celui des Gleichéniacées. Il est clair, au reste, que, pour former, par leur groupement autour d'un point, des sores de forme générale hémisphérique comme celui de l'*Ol. Brongniarti* figuré par M. Stur ou de l'*Ol. formosa* que j'ai figuré (2), il faut que les sporanges aient été attachés par leur extrémité la plus étroite.

Genre *Discopteris*. — Je me bornerai, pour ce genre, à appeler l'attention sur l'analogie qu'il présente avec celui que j'ai désigné sous le nom de *Myriotheca*. M. Stur en figure deux espèces qui pourraient bien constituer deux types distincts : dans le *D. Karwinensis* chaque segment porte à son sommet un sore rond, semblable comme dimension à ceux de beaucoup de *Polypodium*, et tout le reste du limbe est stérile ; dans le *D. Schumanni*, le limbe est entièrement chargé de fructifications, comme dans les *Acrostichum*, sauf au sommet des

(1) *Loc. cit.*, pl. 10, fig. 16.
(2) *Ibid.*, pl. 10, fig. 11.

lobes, qui demeure stérile sur une très petite étendue ; en tout cas, la présence d'un réceptacle concave rappelant un peu celui des *Cyathea* différencierait encore les *Discopteris* de ce groupe, du genre *Myriotheca*, chez lequel je ne crois pas qu'il y ait de réceptacle, les sporanges paraissant attachés directement sur le limbe.

Genre *Saccopteris*. — Dans ce genre, créé sur une penne fertile qu'il rapporte au *Sphenopteris Essinghi*, M. Stur range, entre autres espèces, le *Sphen. coralloides* et l'*Alethopteris erosa*. Or, j'ai précisément rangé dans mon genre *Grand'Eurya* et le *Sph. coralloides*, lui attribuant les pennes fertiles que j'ai figurées, et le *Sph. Essinghi*. La figure 18 *a* donnée par M. Stur (p. 697) ressemble bien en effet, comme port et comme aspect général, à mes figures 1 et 3 (1) ; mais les sores et les sporanges ne se présentent pas de la même manière : dans le *Saccopteris Essinghi*, les sporanges sont beaucoup plus nombreux que je ne les ai vus sur l'échantillon de *Sphen. Essinghi* du Levant du Flénu auquel j'ai fait allusion dans mon travail ; ils sont étalés en étoile au lieu d'être dressés, et, d'après les figures 18 *b* et *c*, ils porteraient à leur sommet une ouverture ovale entourée d'une sorte de bourrelet. On doit donc se demander si les échantillons rapportés par M. Stur d'une part, et par moi de l'autre, au *Sphen. Essinghi*, appartiennent réellement à la même espèce, et si les deux genres *Saccopteris* et *Grand'Eurya* ne constituent pas deux types tout à fait indépendants, malgré l'analogie qu'ils présentent au premier coup d'œil. Il est possible qu'il en soit ainsi, mais le travail de M. Stur contient à cet égard des renseignements de nature à me faire penser que ces deux genres sont réellement identiques ; il cite, en effet (p. 699), un échantillon fertile bien conservé d'*Alethopteris erosa* qu'il a observé à Dresde en juin 1883, et dont les sporanges *encore fermés* présentent exactement, dit-il, le même mode d'ornementation et la même disposition que ceux du *Saccopteris Essinghi*, sauf qu'ils sont

(1) *Loc. cit.*, pl. 12.

moins nombreux dans chaque sore, sept environ au lieu d'une quinzaine. Or, à la suite de l'envoi que je lui avais fait de mon travail précité, M. H. B. Geinitz a bien voulu, par une lettre en date du 3 octobre 1883, me faire part des observations très intéressantes que lui suggérait l'examen comparatif de ce même échantillon d'*Aleth. erosa* et des figures que je venais de publier pour l'établissement du genre *Grand'Eurya :* ayant trouvé sur cet échantillon tous les caractères de ce dernier genre, il l'avait, me disait-il, étiqueté immédiatement *Grand'-Eurya erosa*, et il m'exprimait sa conviction que les échantillons fertiles que j'avais étudiés devaient appartenir à cette espèce plutôt qu'au *Sphen. coralloides*. Il a bien voulu m'envoyer, à l'appui de son opinion, un bel échantillon stérile d'*Aleth. erosa;* mais l'examen de celui-ci, comparé à la penne fertile que j'ai représentée figures 1 et 2 (1), tout en fortifiant les doutes que m'avait inspirés sur l'exactitude de ma détermination l'affirmation du savant paléontologiste de Dresde, m'a cependant laissé encore hésitant, mon échantillon de Ferfay présentant, dans la largeur relative des rachis de divers ordres, dans la disposition et dans le mode d'attache des pinnules, des caractères qui s'accordent mieux avec le *Sph. coralloides* qu'avec l'*Aleth. erosa*.

Quoi qu'il en soit, il ressort des observations de M. Geinitz, confirmées par lui dans une nouvelle lettre en date du 12 janvier 1884, que l'échantillon fertile d'*Aleth. erosa* du musée de Dresde appartient positivement à mon genre *Grand'Eurya*. Si donc, malgré les différences qu'il présente avec sa figure, M. Stur a reconnu sur cet échantillon les caractères de son genre *Saccopteris*, celui-ci vient nécessairement se confondre avec le genre *Grand'Eurya*, dont le nom a la priorité.

La différence que présentent les dessins de M. Stur et les miens pourrait, du reste, s'expliquer en admettant que, dans l'échantillon qu'il a examiné, les sores se seraient ouverts, les sporanges s'écartant les uns des autres pour se renverser sur

(1) *Loc. cit.*, pl. 12.

le limbe, et montrant alors leur face interne, tandis que sur les empreintes d'Aniche que j'ai étudiées et sur celles de Dresde ils n'offrent que leur face externe ; peut-être alors l'espèce de bourrelet que M. Stur a vu à leur sommet représenterait-il simplement une petite portion de la bandé élastique assez fortement renflée qui caractérise le genre *Grand'Eurya*, et qui m'a conduit à le placer parmi les Botryoptéridées.

Genre *Renaultia*. — Ce genre, dont le nom ne peut subsister, ayant été employé par moi pour un autre type avant de l'être par M. Stur, est uniquement fondé par son auteur sur la description donnée par M. B. Renault de son *Pecopteris intermedia* (1). Il me paraît évident que les sporanges si particuliers de cette espèce, munis d'un connecticule apical et d'une bande élastique bien caractérisés, ne sauraient à aucun titre être rattachés aux Marattiacées, et que c'est avec beaucoup plus de raison que M. B. Renault a rapproché ce type des Schizéacées et des *Senftenbergia ;* il ne l'a pas, d'ailleurs, jugé assez bien connu pour lui imposer immédiatement un nom générique nouveau, et je crois convenable de lui laisser le soin de choisir lui-même, quand il aura trouvé des éléments plus complets, le nom qui devra désigner cette forme intéressante, si, comme cela paraît probable, elle ne rentre dans aucun genre déjà connu.

Genre *Calymmatotheca*. — M. Stur ne donne sur ce genre aucun renseignement nouveau, et n'indique pas les motifs pour lesquels il persiste à regarder les organes qui le caractérisent comme les restes d'involucres déchirés en lanières rayonnantes plutôt que comme des sporanges. M. B. Renault avait cependant admis déjà cette dernière interprétation, et les observations que j'ai faites sur le *Cal. asteroides* l'ont positivement confirmée. Je signalerai seulement deux espèces rapportées par M. Stur au même genre, *Cal. Avoldensis* et *Cal. Frenzli*, dans lesquelles, d'après les figures qu'il en donne (fig. 37, p. 803, et fig. 38, p. 804), les corps en question, in-

(1) *Cours de Botanique fossile*, 3[e] année, p. 122, pl. 22, fig. 8 à 11.

volucres ou groupes de sporanges, au lieu d'être portés sur les ramifications du rachis, constituant des panicules fertiles entièrement dépourvues de limbe foliaire, sont portés sur le prolongement des nervures de pinnules à limbe normalement développé; l'aspect de ces pinnules fait penser au premier abord aux *Hymenophyllum* plus qu'à tout autre groupe, et il est possible qu'il s'agisse en effet de véritables involucres protégeant des groupes de sporanges. En tout cas, s'il y avait identité entre ces organes et ceux des vrais *Calymmatotheca*, il conviendrait, je crois, de séparer les espèces à pinnules fertiles munies d'un limbe normal, de celles dans lesquelles le limbe a complètement disparu, comme on a, par exemple, dans la flore vivante, séparé les *Cyathea* et les *Thyrsopteris*.

Genre *Sorotheca*. — Les échantillons du Levant du Flénu que M. Stur a reçus de M. F. Crépin, et sur lesquels il a créé ce genre et établi le *Sorotheca Crepini*, sont manifestement identiques à ceux qui me sont venus de la même provenance et auxquels j'ai donné le nom de *Crossotheca Crepini* (1). Seulement les empreintes du Levant du Flénu étant moins bien conservées que celles que j'ai reçues de Lens, je ne suis pas surpris que M. Stur ait été trompé sur la nature véritable des organes qui constituent ces panicules fertiles : il les considère comme des capsules destinées à envelopper des sporanges et se déchirant à la maturité en un certain nombre de valves ou lanières régulièrement disposées. Les dessins que j'ai publiés montrent qu'il s'agit en réalité de sporanges coriaces pendant, sous forme de frange, sur tout le pourtour des segments fertiles, et l'on trouverait sur ma figure 3 plusieurs de ces segments fructifères offrant exactement l'aspect de ceux que M. Stur a représentés (p. 807, fig. 39).

Les petits enfoncements, disposés en deux séries contiguës, qu'il signale sur la partie centrale de chacun de ces segments, correspondent simplement à la base de chaque sporange ou plutôt de chaque groupe de sporanges, ce qui explique

(1) *Loc. cit.*, p. 180, 181, pl. 9, fig. 1 à 9.

tout naturellement pourquoi ces enfoncements sont précisément en nombre égal à celui des valves ou lanières qui pendent ou s'étalent autour du segment; chacune de ces valves représente en effet un groupe de sporanges semblable à ceux qu'on peut voir, sur mes figures 6 et 8, et c'est l'accolement de deux sporanges l'un contre l'autre qui donne lieu à la ligne médiane représentée par M. Stur comme formant une sorte de nervure au milieu de chacune de ces lanières.

Le nom de *Crossotheca* ayant la priorité, celui de *Sorotheca* doit par conséquent disparaître, et, quant à la place du genre, je n'hésite pas à croire qu'elle est dans les Marattiacées, sans pouvoir préciser toutefois si les capsules sont libres dès la base ou partiellement soudées.

Quant au *Sphenopteris herbacea*, que M. Stur croit devoir rapporter à ce même genre, il présente, ainsi que je l'ai dit (1), un mode de fructification absolument différent.

Genre *Diplotmema*. — M. Stur a, dans son nouveau travail, fait de ce genre une étude détaillée, dans laquelle il a mis en relief tous les points qui lui ont paru de nature à confirmer le rapprochement qu'il avait fait dans la *Culm-Flora* des *Diplotmema* et des *Rhipidopteris*. Il persiste à voir, dans l'axe auquel s'attachent les pétioles de ces feuilles bifurquées, un tronc plutôt qu'un rachis, et il proteste contre toute comparaison soit avec les Gleichéniacées, soit avec les *Lygodium*, la fourche des *Diplotmema* étant toujours, selon lui, dépourvue du bourgeon qui devrait y exister si cette comparaison était fondée. Il conteste la légitimité du genre *Mariopteris*, ayant vu plus d'une fois, chez la même espèce, des feuilles, les unes simplement bifurquées, et les autres nettement quadripartites : il signale notamment, sur un échantillon de *Pecopteris muricata*, deux feuilles attachées sur la même tige et dont l'une, la plus basse, se partage en quatre pennes, tandis que celle qui la suit immédiatement ne se divise qu'en deux pennes divergentes. Enfin il donne (p. 836, fig. 44) le dessin de folioles

(1) *Loc. cit.*, p. 198.

fertiles de *Diplotmema* dans lesquelles les nervures portent à leur extrémité, en dehors du limbe, une fructification arrondie, ressemblant à un sore d'*Hymenophyllum*, mais qu'il compare encore à la fronde fructifère des *Rhipidopteris;* il attribue en conséquence aux *Diplotmema* un double mode de fructification, constitué par des « *phyllomes fertiles* » placés les uns dans la fourche même des pennes (*D. subgeniculatum*), les autres sur le bord des pinnules normales, à l'extrémité des nervures.

Je crois nécessaire d'indiquer pour quels motifs, malgré les objections longuement développées de M. Stur, je ne puis revenir sur les opinions que j'ai émises au sujet des Fougères de ce groupe.

L'idée de regarder comme un rachis plutôt que comme un tronc l'axe auquel s'attachent les feuilles des *Diplotmema*, idée acceptée par M. F. Crépin, par M. B. Renault et par M. Sterzel, les seuls auteurs, je crois, qui se soient aussi occupés de ce genre, me paraît confirmée par quelques-unes des observations de M. Stur, notamment par l'espacement toujours très considérable de ces feuilles et par le peu d'épaisseur de l'axe, variant entre la grosseur du pouce comme maximum et celle d'un tuyau de plume. Je rappelle en outre que, dans l'échantillon de *Dipl. acutilobum* dont j'ai parlé dans mon travail (1) les pétioles des feuilles sont accompagnées d'*Aphlebia* à leur base, et j'ajouterai que, chez tous les *Diplotmema* ou *Mariopteris* sur lesquels j'ai pu observer des feuilles encore attachées, ces feuilles, nettement distiques, s'étalent *dans le plan même* de l'axe sur lequel s'insère leur pétiole, sans que celui-ci présente aucune trace de torsion : il n'en peut être ainsi que si cet axe est un rachis, comme dans le cas du *Mertensia glaucescens*, auquel j'ai comparé les *Diplotmema* et les *Mariopteris* (2).

Le fait cité par M. Stur, au sujet du *Mariopteris muricata*, apporte à l'appui de cette comparaison un argument des plus

(1) *Loc. cit.*, p. 199.
(2) *Ibid.*, p. 202.

significatifs, puisqu'on voit, chez cette Fougère fossile, des ensembles de deux pennes seulement succéder, comme dans le vivant, à des groupes de quatre pennes; il est, de plus, contraire à l'hypothèse qui voudrait faire un tronc de l'axe principal, puisqu'en s'élevant sur un tronc on devrait rencontrer des feuilles de plus en plus développées et compliquées. L'observation que M. Stur a faite, chez la même espèce, de deux pennes opposées encore partiellement enroulées en crosse (p. 830) et formant deux arcs qui tournent l'un vers l'autre leur concavité, s'accorde de même fort bien avec la comparaison entre ces Fougères et les Gleichéniacées (1).

D'autre part, la constance de l'absence de bourgeon dans les bifurcations du rachis ne repose que sur le refus de M. Stur de considérer comme des bourgeons les corps observés à cette place par lui-même et par M. Sterzel; j'ajouterai d'ailleurs que, dans les Gleichéniacées, ceux de ces bourgeons qui doivent être privés de développement ultérieur sont toujours excessivement peu développés et réduits presque à rien : j'ai notamment sous les yeux, dans mon herbier, un bel échantillon de *Mert. glaucescens* provenant du Brésil, sur lequel ils sont à peine visibles : ils ne sont indiqués que par quelques petites écailles que la macération ferait rapidement disparaître et dont il ne resterait vraisemblablement aucune trace en empreinte. Enfin, en admettant cette comparaison, si les frondes des *Diplotmema* avaient, comme celles des *Lygodium* et des *Mertensia*, un développement en quelque sorte indéfini, il est facile de comprendre comment on peut trouver, attachées au même axe, des pennes déjà flétries et d'autres encore en bon état, sans que pour cela cet axe doive être nécessairement regardé comme un tronc (2).

(1) L'enroulement a lieu, normalement, dans un plan perpendiculaire à celui de la fronde; mais, par l'aplatissement, les crosses se rabattent dans le plan de la fronde, et il n'est pas étonnant qu'on observe sur des empreintes cette disposition, que présentent très fréquemment les échantillons d'herbier, ceux de *Mertensia Bancrofti* notamment.

(2) Voy. Stur, *loc. cit.*, p. 819.

Quant au genre *Mariopteris*, la comparaison même que j'ai faite de ces Fougères avec le *Mert. glaucescens* prouve que je n'attache pas à la partition en quatre pennes au lieu de deux une importance exagérée; mais je persiste à croire qu'il convient de séparer les Fougères pécoptéroïdes de ce groupe, à limbe très développé parcouru par de nombreuses nervures, des Fougères sphénoptéroïdes, à limbe profondément découpé en lanières fines et étroites parcourues par une nervure unique ou très peu divisée, de même que, dans la flore vivante, on sépare les *Darea* des *Asplenium* proprement dits; j'ai, dès le principe, en établissant le genre *Mariopteris*, indiqué ce caractère comme essentiel (1), et je continue à lui attribuer la même valeur.

En ce qui concerne les fructifications des *Diplotmema*, je me bornerai à faire remarquer la ressemblance d'aspect que présentent celles que vient de figurer M. Stur, comme celles que j'ai figurées moi-même (2), avec les sores des Hyménophyllées : sur les corps arrondis qui terminent les nervures de l'échantillon qu'il figure (p. 836, fig. 44) il a observé aussi des côtes rayonnantes semblables à celles que j'ai vues à la même place sur le *D. acutilobum;* mais je crois que la plupart des ptéridologistes accepteront difficilement le rapprochement qu'il veut faire entre ces côtes et les nervures de la fronde fertile du *Rhipidopteris peltata*, ainsi qu'entre ces fructifications elles-mêmes, portées au bout des nervures des pinnules, et cette même fronde fertile de *Rhipidopteris*.

Tant qu'on n'aura pas pu étudier les sporanges des *Diplotmema* et des *Mariopteris*, il faudra, je crois, n'accepter que sous bénéfice d'inventaire toutes les comparaisons qu'on pourra faire de ces Fougères avec les types vivants, bien que leur analogie avec les Gleichéniacées me paraisse manifeste, à ne considérer que les frondes stériles, et que les observations

(1) *Bulletin de la Soc. geol. de France*, 3e série, t. VII, p. 96; et *Explication de la Carte géol. de la France*, t. IV, 2e partie, p. 45 et 69.

(2) *Loc. cit.*, pl. 11, fig. 2 à 4.

de M. Stur sur le *Mariopteris muricata* soient venues encore la fortifier.

Je signalerai, en terminant, un passage de l'introduction de M. Stur (p. 638), dans lequel, s'appuyant sur ce qu'on n'a *jamais*, dit-il, rencontré de pennes fructifiées chez aucun des genres *Nevropteris*, *Alethopteris*, *Odontopteris*, *Dictyopteris*, etc., il émet l'idée que ces plantes pourraient bien n'être pas des Fougères, et les exclut en conséquence de son essai de classification. Je crois utile de rappeler, en ce qui concerne ces divers genres, les belles observations de M. B. Renault sur la constitution des pétioles des *Alethopteris*, qui lui ont offert tous les caractères des Marattiacées (1), la découverte, due à M. Grand'Eury, d'une penne fructifiée d'*Odontopteris* (2), et enfin les fructifications de *Dictyopteris Schützei* que j'ai moi-même signalées (3) et dont j'ai retrouvé les analogues sur des pinnules appartenant probablement au *Dict. Münsteri*. Ces quelques faits me paraissent suffisants pour faire maintenir parmi les Fougères les genres dont il vient d'être question.

(1) *Cours de Botanique fossile*, 3e année, p. 159 à 165.

(2) *Ibid.*, p. 183, pl. 30, fig. 6 à 8. — Grand'Eury, *Flore carbonifère*, p. 111, pl. XIII, fig. 4.

(3) *Explication de la Carte géol. de la France*, t. IV, 2e partie, p. 57.

SUR LA

CONSERVATION DES FERMENTS ALCOOLIQUES

DANS LA NATURE

Par M. Léon BOUTROUX.

Si l'on presse des fruits sucrés, tels que le raisin ou les pommes, le jus obtenu subit la fermentation alcoolique sous l'influence de diverses espèces de levûre appartenant au genre *Saccharomyces*.

D'où viennent ces cellules vivantes, toujours prêtes à provoquer la fermentation du sucre des fruits? C'est une question qui présente encore beaucoup d'obscurité. M. Pasteur en a trouvé les germes à la surface des fruits mûrs ; mais d'où proviennent ces germes (1) eux-mêmes? Différents observateurs ont montré que l'air atmosphérique en contient souvent, mais ces germes sont toujours peu nombreux, de sorte que la dissémination par l'air expliquerait difficilement l'abondance des cellules de levûre à la surface des fruits. De plus, M. Pasteur a observé que les grappes de raisin ne commencent à porter de germes de levûre qu'à l'époque où le raisin est mûr. Comme ce fruit reste beaucoup plus longtemps exposé à l'air avant sa maturité qu'après, il est d'autant plus évident que la dissémination par l'air ne fournit pas une explication suffisante.

Pour comprendre comment la levûre se conserve d'une année à l'autre, il faut connaître ses habitats aux différentes époques de l'année. M. Em. Hansen (2) a signalé pour le *Saccharomyces apiculatus* un habitat important, la terre. Il

(1) Par le mot germe j'entends des cellules, dans un état quelconque, capables de se multiplier par la culture.

(2) *Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques* (*Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet*, Copenhague, 1881).

résulte de ses expériences que le sol est le lieu d'hivernage de cette levûre.

J'ai trouvé d'autres habitats naturels pour les ferments alcooliques, à savoir les fleurs et les insectes. Mais les espèces que j'y ai rencontrées sont nouvelles pour la plupart ; j'ai ainsi été amené à faire une étude aussi complète que possible des diverses espèces du genre *Saccharomyces* que j'ai pu me procurer. J'ai pu dès lors comparer les espèces qui concourent aux fermentations utiles à celles que j'avais récoltées dans la nature.

PREMIÈRE PARTIE

RÉCOLTE DE LEVURE DANS DIVERS HABITATS.

Pour savoir si un objet porte de la levûre, on le dépose comme semence dans un moût fermentescible, privé lui-même de tout germe ; puis, ce moût est placé dans les conditions favorables à la fermentation. S'il se produit un dégagement de gaz, on étudie au microscope les organismes présents, car la fermentation pourrait être provoquée par des micro-organismes étrangers au genre *Saccharomyces*, en particulier par des moisissures. Il ne suffit même pas de trouver des cellules qui présentent l'aspect de la levûre, car certains micro-organismes, que l'on a souvent désignés par le nom vague de *torula*, et qui ne sont pas des ferments, peuvent présenter exactement cet aspect ; la présence simultanée de ces *torulas* et de certaines moisissures pourrait faire croire faussement à la présence d'une véritable levûre. Je me suis toujours mis en garde contre cette erreur en isolant le ferment à l'état pur, et en constatant directement son action sur le sucre.

Le liquide fermentescible employé pour recevoir les objets essayés doit être un peu acide, afin que la présence des levûres ne soit pas masquée par le développement des bactéries : le moût de bière ne conviendrait que médiocrement. Le moût de raisin convient au contraire parfaitement ; n'ayant pas pu m'en

procurer au début de mes expériences, j'ai employé d'abord un mélange d'eau de levûre, de glucose et d'acide tartrique; puis, à partir de la saison des fruits, je me suis servi de jus de cerises étendu d'eau.

Le liquide employé, après avoir été stérilisé par l'ébullition, est placé dans des tubes à essai fermés par des bouchons de liège, tubes préalablement purifiés eux-mêmes par la chaleur. Le mode d'emplissage des tubes sera décrit un peu plus loin. Pour faire une expérience, on passe le sommet du tube avec son bouchon dans une flamme, on soulève le bouchon, on introduit l'objet à essayer, et on referme immédiatement; puis on porte le tube dans une étuve chauffée à 30 degrés, et l'on étudie le développement. Très souvent il apparaît d'abord un mycélium de moisissure; mais comme la forme allongée de la colonne liquide convient peu au développement des moisissures et gêne moins celui des *Saccharomyces*, si des germes de ces derniers organismes se trouvent présents, on ne tarde pas à observer un dégagement de bulles de gaz. On procède alors à des cultures méthodiques destinées à isoler le ferment actif.

Il ne sera peut-être pas sans intérêt, pour ceux qui s'occupent de cultiver de la levûre pure, de décrire les procédés opératoires dont je me sers, procédés qui sont applicables à la culture d'autres micro-organismes.

1° *Préparation du liquide de culture en provision.* — Le liquide, quel qu'il soit, est toujours acide : l'ébullition suffit donc pour le stériliser. Il est placé dans une fiole fermée par un bouchon de caoutchouc à deux trous; l'un des deux trous est traversé par un tube droit qui ne descend presque pas au-dessous du bouchon, et qui est surmonté d'un court tuyau de caoutchouc. Le second trou est traversé par un tube coudé auquel est relié, par un tube de caoutchouc, un bec longuement effilé.

Le liquide de la fiole est chauffé, le tube coudé ne plongeant pas dans le liquide; quand l'ébullition commence, on bouche le tube droit au moyen d'un bouchon de verre pour forcer la vapeur à passer par le bec effilé; au bout de deux

minutes, on débouche le tube droit et on ferme le bec à la lampe. Ensuite, sans interrompre l'ébullition, on abaisse le tube coudé jusqu'au fond de la fiole, et enfin, en même temps qu'on éteint le feu, on fixe au caoutchouc du tube droit un petit tube bourré de coton, préalablement flambé, muni de deux effilures dont l'une, d'abord fermée, vient d'être ouverte dans la flamme d'une lampe à alcool. C'est cette extrémité qu'on enfonce dans le tuyau de caoutchouc. Pendant le refroidissement l'air rentre en se filtrant sur le coton. Nous avons ainsi une provision de liquide pur.

2° *Vases à culture.*— D'autre part, il faut préparer des vases purs pour la culture. Je me sers habituellement de petits tubes, semblables aux tubes à essai ordinaires, mais terminés à leur partie supérieure par une ou deux olives. Ces tubes sont coiffés de petits chapeaux de verre ; du coton enroulé autour des olives remplit l'espace qui reste entre le tube et le chapeau, et ne laisse glisser celui-ci qu'à frottement dur. Les tubes ainsi disposés sont *flambés* dans un poêle à gaz. Leur intérieur est pur de tout germe.

3° *Transvasement du liquide de culture de la fiole à provision dans les tubes à culture.* — Il suffit, pour opérer ce transvasement, de couper l'extrémité de l'effilure, de la flamber, d'insuffler de l'air par le tube droit et de recevoir dans les tubes à culture le liquide qui s'écoule par le bec. Avant d'ouvrir chaque tube à culture, on passe dans une flamme le bord du chapeau pour éviter que les poussières qu'il peut porter ne s'introduisent dans le tube. L'opération exige deux personnes, l'une pour souffler, l'autre pour déboucher et reboucher les tubes à culture.

Quand on n'a qu'un petit nombre de tubes à remplir, l'insufflation se fait à la bouche au moyen d'un tuyau de caoutchouc adapté au tube à coton ; une pince de Mohr placée en un point du tuyau permet d'interrompre ou de rétablir la communication avec les poumons ou avec l'atmosphère. Ce mode d'emplissage, appliqué fréquemment à un grand nombre de tubes de suite, peut causer aux bronches une fatigue nuisible.

Aussi vaut-il mieux remplacer les poumons par un soufflet à pédale. Un tube en T est placé entre le soufflet et la fiole; la branche latérale porte un tuyau de caoutchouc serré par une pince de Mohr. Quand on veut faire écouler le liquide, on comprime l'air avec le pied, la pince étant fermée; quand on veut arrêter l'écoulement, il suffit d'ouvrir la pince de manière à laisser échapper l'air comprimé par le tuyau latéral. On maintient toujours dans la fiole une pression suffisante pour que la colonne liquide reste suspendue dans le tube effilé : on évite ainsi une rentrée d'air après l'emplissage de chaque tube. Par ce procédé, je puis remplir cinquante ou soixante tubes de suite en peu de temps et sans fatigue. Les causes d'introduction de germes étrangers dans le liquide des tubes ne sont pas absolument supprimées : l'effilure reste longtemps exposée à l'air, et peut en recevoir des poussières vivantes qui pourront ensuite être déposées dans les tubes à culture; ceux-ci peuvent même recevoir directement quelques impuretés de l'air pendant le temps qu'ils restent débouchés. Aussi est-il prudent d'essayer la pureté du liquide des tubes avant de s'en servir, en laissant ceux-ci à l'étuve pendant une quinzaine de jours au moins.

En fait, il m'arrive souvent d'observer dans quelques tubes, pendant ce temps d'épreuve, un développement de moisissures ou de *Bacillus*. Il m'est même arrivé, à un certain moment de l'année, de trouver ainsi quelques tubes chargés de levûre. Ce fait gênant de l'altération de mes liquides de culture est ainsi devenu la source d'intéressantes observations. J'en citerai un cas.

Le 6 décembre 1882 j'emplis, par le procédé ci-dessus, cinquante-six tubes de jus de cerises étendu d'eau et je les porte à l'étuve. Le 11 décembre, dix de ces tubes étaient en pleine fermentation et l'examen microscopique y montrait une seule et même levûre : elle sera décrite plus loin avec le numéro X. Pour savoir si les germes de cette levûre s'étaient introduits pendant l'emplissage ou s'ils n'auraient pas été déposés accidentellement dans la fiole à provision même, j'ai placé celle-ci

à l'étuve : aucune fermentation ne s'y est développée. C'était donc de l'air que venaient ces germes de levûre X, à moins cependant qu'ils n'eussent été apportés par les tubes à culture insuffisamment flambés. J'ai trouvé encore plusieurs fois cette même levûre dans des tubes emplis les jours suivants ; mais elle a cessé de se montrer au printemps.

La proportion des tubes contaminés est ordinairement moindre que celle qui vient d'être citée, $\frac{10}{56}$; de sorte que le procédé d'emplissage peut être considéré comme suffisant dans la pratique.

Ces préliminaires posés, j'arrive aux expériences faites pour rechercher les germes de levûre dans la nature.

Les fruits mûrs ne sont pas les seuls organes des végétaux qui puissent fournir à des germes de levûre un milieu propre à leur développement. J'ai recherché si les fleurs nectarifères ne seraient pas dans le même cas, et dès la première expérience j'ai trouvé de la levûre sur plusieurs fleurs. En voici le détail.

Le 11 juillet 1881, je recueille dans des tubes contenant du moût stérilisé de petits fragments d'inflorescences de *Sedum rubens* et de Sumac (*Rhus coriaria*). Huit tubes reçoivent des fleurs de *Sedum*, et neuf des fleurs de Sumac. Chaque petit bouquet est détaché de la tige avec des ciseaux préalablement passés dans la flamme d'une lampe à alcool, au-dessus d'un tube de moût qu'un aide débouche et rebouche à l'instant avec les précautions nécessaires. Les dix-sept tubes sont ensuite portés à l'étuve. Au bout de quelques jours cinq des tubes à *Sedum* et les neuf tubes à Sumac sont entrés en fermentation sous l'influence de véritables levûres, qui ont été isolées par la culture.

Encouragé par ce résultat, j'ai soumis au même examen un grand nombre de fleurs, en ne mettant plus qu'une seule fleur dans chaque tube, et j'ai pu me convaincre que la présence des germes de levûre dans les fleurs, loin d'être un phénomène accidentel, est un fait normal ; j'en ai trouvé en toute saison ; ils étaient seulement moins nombreux en hiver. Le tableau

suivant donne les résultats de ces recherches, consignés dans l'ordre des saisons, sans égard pour l'ordre des années.

DATE DE L'EXPÉRIENCE.	NATURE DES FLEURS EXAMINÉES.	NOMBRE DES FLEURS.	ONT DONNÉ DE LA LEVURE.	PROPORTION POUR CENT.
23 février 1882....	*Petasites vulgaris*.....	22	3	13,6
6 mars 1882.....	*Erica mediterranea*...	19	3	15,8
31 mars 1882.....	*Nonnea lutea*.........	21	12	57
2 mai 1882......	*Acer pseudo-platanus*.	8	1	12,5
6 mai 1882......	Bourrache	15	15	100
11 mai 1882......	Framboisier	7	7	100
3 juillet 1882....	Véronique cultivée.....	14	11	77
11 juillet 1881....	*Sedum rubens*........	8*	5	62,5
11 juillet 1881....	*Rhus coriaria*........	9*	9	100
1er octobre 1882...	*Solidago virga-aurea*.	20	16	80
4 novembre 1881.	Réséda	10	6	60

NOTA. — Les nombres marqués du signe * représentent des groupes de trois ou quatre fleurs.

On voit que les fleurs d'hiver : *Petasites vulgaris*, *Erica mediterranea*, portent déjà des germes de levûre, et qu'à mesure que la saison devient plus chaude le nombre des fleurs chargées de levûre s'accroît. Au mois de mai, si l'on recueille, par un beau soleil, des fleurs particulièrement recherchées des abeilles, comme celles de la Bourrache, chaque fleur est capable de faire entrer du moût de cerises en fermentation alcoolique.

On ne saurait donc regarder comme accidentelle la présence des germes de levûre dans les fleurs, surtout si l'on rapproche ces résultats de ceux que vont nous donner les fruits recueillis de la même manière. Si les germes trouvés sur les fleurs étaient simplement de ceux que l'air dépose partout, on en devrait trouver autant sur les fruits or il m'est arrivé bien des fois de recueillir des fruits et des fleurs dans la même expérience, et de trouver tous les fruits dépourvus de levûre, tandis que presque toutes les fleurs en étaient chargées.

J'ai examiné, à différentes époques de l'année, des fruits

verts et des fruits mûrs, en y cherchant toujours les germes de levûre par la même méthode, c'est-à-dire en déposant les fruits comme semence dans du moût fermentescible.

Voici les résultats obtenus avec les fruits verts :

DATES.	NATURE DES FRUITS.	NOMBRE DE FRUITS.	ONT DONNÉ DE LA LEVURE.	PROPORTION POUR 100.
11 mai 1882......	Groseilles à maquereau.	10	2	20
20 mai 1881......	Groseilles à maquereau.	5	1	20
20 mai 1881......	Cassis...............	7	5	71
20 mai 1881......	Groseilles à grappes...	2 fragments de grappe de 3 grains	0	0
20 mai 1881......	Fraises..............	3	0	0
25 mai 1881......	Cerises..............	10	0	0
25 mai 1881......	*Mahonia aquifolia*....	10	0	0
15 juin 1881......	Fraises..............	9	0	0
15 juin 1881......	Cassis...............	7	3	43
2 juillet 1881....	Framboises	12	4	33
6 juillet 1881....	Épine-vinette.........	10 groupes de 5 grains.	6	60

Ainsi certains fruits verts (groseilles à maquereau, cassis, framboises, baies d'Épine-vinette) peuvent être considérés comme portant normalement de la levûre, d'autres (fraises, groseilles à grappes, etc.) s'en sont toujours montrés dépourvus dans mes expériences ; je ne saurais cependant affirmer qu'ils n'en portent jamais.

Pour les fruits mûrs, les résultats obtenus seraient des plus variables, et impropres à toute généralisation, si l'on ne tenait compte d'une condition bien plus importante que la maturité, à savoir la non-intégrité, comme le montrent les expériences qui vont être rapportées.

L'automne dernier, je me suis rendu dans une ferme de Sologne où l'on cultive la Vigne, et, muni des appareils les plus indispensables, j'ai pu faire des récoltes et des cultures

avec la même pureté que dans mon laboratoire. Le 26 septembre, après plusieurs jours froids et pluvieux, on faisait la vendange. Je me rends dans une partie de la vigne qui n'avait pas encore été explorée par les vendangeurs et je cueille 21 grains de raisin noir bien mûrs, et en même temps bien sains. Ces grains sont recueillis directement dans des tubes de moût de cerises. Le 30 septembre, les tubes, qui, conservés à la température ordinaire, n'ont présenté aucune apparence de fermentation, sont placés dans le four de la ferme, le pain ayant été retiré quelque temps auparavant; température du four : 31 degrés. Le 3 octobre, la température du four était de 22 degrés, et aucun tube ne fermentait. Les jours suivants, deux des tubes ont semblé manifester une très faible fermentation, et il m'a été impossible de savoir si c'était par de la levûre et non par des moisissures; en tout cas, il n'y avait pas là des espèces de levûre bien actives, car elles ne seraient pas restées trois jours entre 31 et 22 degrés sans produire une fermentation tumultueuse.

Les grains de raisins mûrs, mais sains, ont donc donné des résultats négatifs. Il en a été bien autrement des grains qui avaient été en partie déchirés et sucés par les insectes.

Le 30 septembre, je recueille 18 grains de raisin entamés dans une partie de la vigne où l'on n'avait pas fait la vendange parce que ce raisin était moins mûr. Les tubes de moût ensemencés avec ces grains sont portés au four à 31 degrés. Le lendemain, presque tous les tubes étaient en fermentation très vive; le surlendemain tous fermentaient, tandis que les tubes à grains sains, placés dans le même four, ne dégageaient pas une bulle de gaz.

Cette expérience suffit pour montrer la grande différence qu'il y a entre les fruits entamés et les fruits sains. Voici maintenant quelques expériences qui se rapportent à des fruits mûrs, et intacts autant qu'on peut en être sûr par un simple coup d'œil.

DATES	NATURE DES FRUITS.	NOMBRE DE FRUITS.	ONT DONNÉ DE LA LEVURE.	PROPORTION POUR 100.
2 juillet 1882....	Groseilles à grappes...	12	0	0
6 juillet 1882....	Groseilles à maquereau.	12	0	0
6 juillet 1882....	Fraises..............	24	0	0
6 juillet 1882....	Groseilles à grappes...	24	0	0
6 juillet 1882....	Cassis................	10	0	0
15 juillet 1882....	Framboises...........	8	4	50
15 juillet 1882....	Cassis................	10	1	10
26 septembre 1882.	Grains de raisin.......	21	0 (?)	0 (?)

On voit que sur les fruits mûrs intacts la levûre est rare, plus rare même sur certains fruits mûrs que sur d'autres fruits encore verts.

Si parmi les fruits mûrs on n'exclut pas les fruits entamés, et qu'on écrase par exemple des fruits du commerce (cerises, fraises, mûres de Mûrier ou de Ronce, raisin, pommes) on trouve toujours de la levûre, et le jus entre toujours spontanément en fermentation.

Les habitats que nous avons signalés jusqu'ici, fleurs et fruits, en supposent un autre : ce sont en effet des milieux extrêmement restreints, éphémères, isolés les uns des autres; il faut qu'ils soient reliés entre eux de quelque manière. L'air atmosphérique pourrait bien faire cet office, mais, comme nous l'avons déjà dit, les germes qu'il charrie sont en nombre insuffisant. Il se présente à l'esprit un autre mode de dissémination des germes. Nous savons qu'il y a de la levûre sur les fleurs nectarifères; ces fleurs sont sans cesse fouillées par une multitude d'insectes; elles ne peuvent manquer d'abandonner à ces derniers des germes de levûre, qu'ils iront transporter sur des fleurs nouvelles ou sur des fruits. J'ai été ainsi conduit à chercher de la levûre sur le corps des insectes, particulièrement de ceux qui fréquentent les fleurs nectarifères. Le procédé opératoire est toujours le même : l'insecte est saisi avec

une pince flambée, et déposé dans un tube de moût qu'on vient de déboucher et qu'on rebouche immédiatement. On observe ensuite si le moût entre ou n'entre pas en fermentation. Voici les résultats obtenus :

DATES.	NATURE DES INSECTES.	OBJET SUR LESQUELS ILS ONT ÉTÉ RECUEILLIS.	NOMBRE D'INSECTES.	ONT DONNÉ DE LA LEVURE.
14 mars 1882...	Abeille.........	Fleurs.........	1	1
14 mars 1882....	Très petits coléoptères........	Fleurs d'*Arabis alpina*.......	20	1
31 mars 1882....	Abeille.........	Fleurs de *Nonnea lutea*........	1	1
31 mars 1882....	Insecte voisin de l'abeille......	Fleurs de *Nonnea lutea*.........	1	1
31 mars 1882....	Bourdon........	Fleurs de *Nonnea lutea*........	1	1
2 mai 1882.....	Petites mouches noires........	Fleurs d'Érable sycomore.....	10	2
6 mai 1882.....	Abeilles........	Fleurs diverses..	7	7
6 mai 1882.....	Sétoines........	Fleurs diverses..	2	2
11 mai 1882.....	Abeilles........	Fleurs de Framboisier.......	6	6
3 juillet 1882...	Abeilles........	Fleurs diverses..	6	5
30 septemb. 1882.	Guêpe..........	Raisin.........	1	1
30 septemb. 1882.	Bourdon........	Fleurs de *Linaria vulgaris*.....	1	1
4 novemb. 1881.	Abeilles ouvrières	Réséda.........	7	5
4 novemb. 1881.	Abeilles mâles...	Un mur........	4	2

Ainsi, dans la plupart des cas, chaque insecte (Abeille, Guêpe, Bourdon, Sétoine, etc.) a fourni de la levûre. Les Coléoptères recueillis le 14 mars 1882 n'en ont fourni que dans la proportion de 1 sur 20, mais c'est à peine une exception, car ils ne paraissaient pas visiter les nectaires des fleurs d'*Arabis alpina* qu'ils habitaient : les pétales de ces fleurs portaient de larges échancrures attestant qu'ils étaient l'objet spécial de la recherche de ces insectes.

Ces expériences montrent que les germes de levûre sont

beaucoup plus nombreux sur le corps des insectes que sur les fruits ou même sur les fleurs. Dans plusieurs cas, la comparaison a été faite expressément, comme l'indique le tableau suivant, dans lequel nous désignons par P le nombre des fleurs ou fruits qui ont fourni de la levûre pour 100, et par P' la même proportion pour les insectes recueillis en même temps.

DATES.	FLEURS OU FRUITS.	P.	INSECTES.	P'.
31 mars 1882....	*Nonnea lutea*...	57	Abeilles et autres.	100
2 mai 1882.....	Érable.........	12,5	Mouches noires..	20
6 mai 1882.....	Bourrache......	100	Abeilles et Sétoines........	100
11 mai 1882.....	Framboisier.....	100	Abeilles........	100
3 juillet 1882...	Véronique......	77	Abeilles........	83
30 septemb. 1882.	Raisin entamé...	100	Guêpes et bourdons.........	100
4 novemb. 1881.	Réséda.........	60	Abeilles ouvrières..........	71

Cette comparaison est toujours à l'avantage des insectes.

Après avoir vu combien les germes de la levûre étaient nombreux, particulièrement sur les Abeilles, j'ai eu l'idée de rechercher si le miel pris dans la ruche contiendrait de ces ferments. Le 2 octobre 1882, j'ai pris un rayon de miel au moment où on le tirait de la ruche et j'en ai examiné le miel par la méthode des ensemencements. J'ouvre un opercule avec une pointe flambée, je prélève quelques gouttes de miel avec une pipette également flambée et j'en dépose une goutte dans un tube de moût de raisin stérilisé. J'ai fait la même opération avec le miel de quatre alvéoles différentes. Les tubes ont été portés au four à 24 degrés (l'expérience avait lieu à la campagne). Aucun des tubes n'a fermenté; trois d'entre eux sont même restés dépourvus de tout organisme vivant; le quatrième a été envahi par un mycélium de moisissure.

Le miel ne conserve donc pas les germes de levûre que por-

taient les abeilles qui l'ont sécrété. Il est probable qu'il reçoit des cellules de levûre, mais que celles-ci y meurent.

L'ensemble des faits acquis jusqu'ici tendrait à faire admettre que les germes de levûre sont semés sur les fruits par les insectes, qui les ont eux-mêmes pris soit à d'autres fruits, soit aux fleurs.

Pour juger de la valeur de cette hypothèse, il faut savoir si les levûres des fruits sont les mêmes que celles des fleurs et des insectes, si, en particulier, les levûres qui produisent les fermentations utiles se retrouvent sur les fleurs avant l'époque de la maturité du raisin. Dès que j'ai voulu résoudre cette question, je me suis aperçu que le genre *Saccharomyces* est loin d'être actuellement bien connu, et qu'avec les descriptions données par les micrographes il m'était impossible de déterminer les espèces que j'avais sous les yeux et de savoir si deux levûres d'origine différente appartenaient ou non à la même espèce. J'ai ainsi été amené à faire l'étude du plus grand nombre possible d'espèces du genre *Saccharomyces* au point de vue morphologique et physiologique, étude dans laquelle j'ai comparé les levûres que j'avais trouvées dans la nature à celles qui agissent dans diverses fermentations spontanées ou industrielles.

J'ai récolté, en vue de cette comparaison, les levûres du vin, du cidre, du levain de pain, des levûres des brasseries et une levûre que j'ai trouvée plusieurs fois dans des sirops ou confitures en état de fermentation spontanée.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE DIFFÉRENTES ESPÈCES DE FERMENTS ALCOOLIQUES.

Les expériences qui viennent d'être rapportées m'ayant fourni un grand nombre d'échantillons de levûre, j'avais à rechercher quelles étaient ceux qui appartenaient à des espèces distinctes, et, quand cela était possible, à identifier ces espèces avec les espèces connues. Il fallait donc com-

mencer par isoler chacune des espèces présentes, c'est-à-dire la séparer, premièrement des organismes étrangers auxquels était associé chaque échantillon de levûre (moisissures, bactéries, etc.), deuxièmement des autres espèces de levûres qui pouvaient avoir été récoltées en même temps. Ce travail de séparation, aussi ingrat qu'indispensable, a quelquefois présenté des difficultés considérables.

Quand il s'agit de purifier une levûre associée seulement à des organismes étrangers, il n'y a nulle difficulté. Dans les conditions de mes expériences, c'est-à-dire le porte-semence (fleur, fruit, insecte) étant recueilli dans le moût de fruit, je n'ai rencontré que de rares espèces de bactéries, appartenant tantôt au genre *Micrococcus*, tantôt au genre *Bacillus*, du *Mycoderma vini* et des moisissures. Pour se débarrasser des bactéries et des moisissures, il suffit de faire deux ou trois cultures de suite dans le même moût de fruit. Pour éliminer le *Mycoderma vini*, ce procédé ne donnerait aucun résultat : j'ai constaté en effet que si l'on cultive un mélange de levûre de cidre et de *Mycoderma vini* dans du moût de cerises, à la septième culture, la végétation du mycoderme est aussi riche qu'à la première : la levûre et le mycoderme se développent aussi bien l'un que l'autre, sans paraître se nuire mutuellement. Au contraire, en semant ce mélange des deux organismes dans un milieu fortement acide, eau de levûre sucrée additionnée d'acide tartrique ayant pour acidité 4 d'eau de chaux pour 1 de liquide(1), j'ai obtenu une séparation complète dès la première culture : la levûre seule a végété dans ce milieu. Pour plus de sûreté, il y a lieu de faire deux ou trois cultures successives de la levûre dans ce même milieu.

C'est lorsqu'il s'agit de séparer les unes des autres plusieurs espèces de levûres associées que la difficulté devient grande. Souvent il est à peu près impossible de les obtenir toutes à l'état pur ; le seul résultat qu'on puisse atteindre est d'en purifier une en sacrifiant les autres.

(1) Ce qui représente 7^{gr},6 d'acide tartrique cristallisé par litre.

Les procédés qui m'ont réussi sont les suivants : 1° Cultures successives dans le moût de fruit. Ce procédé très simple réussit quand on a un mélange de deux levûres dont l'une est beaucoup plus active que l'autre; mais on ne peut jamais être sûr ainsi que la levûre la moins active a entièrement disparu.

2° Conservation prolongée du mélange de levûres dans le liquide dont il a provoqué la fermentation. C'est un procédé que je n'ai pas employé volontairement, mais qui a produit plusieurs fois le dédoublement d'une levûre que je croyais unique. Ayant abandonné pendant des mois une culture de levûre supposée pure, et l'ayant ensuite semée dans du moût, j'ai vu se developper une espèce toute différente de la semence originaire. C'est à de semblables découvertes, quelquefois précieuses, mais souvent gênantes, qu'on s'expose en n'employant que le premier mode de séparation.

3° Culture dans des milieux de plus en plus acides. On arrive à une certaine acidité que l'une des levûres supporte beaucoup mieux que l'autre. J'opère ainsi quand il s'agit de levûres dont j'ignore les propriétés. Dans le cas contraire, j'emploie d'emblée un milieu d'une acidité que je sais supportable pour la levûre seule qu'il s'agit d'isoler. Nous avons déjà vu une application de ce procédé à l'élimination du *Mycoderma vini*.

4° Exposition de la semence complexe à des températures de plus en plus élevées. Il y aura ainsi une espèce qui survivra aux autres à partir d'une certaine température. La remarque précédente est encore applicable.

Tels sont les procédés qui m'ont paru les meilleurs. Pour obtenir la pureté complète, il est utile de combiner ces divers procédés ensemble. Je citerai deux exemples de purification de levûre par ces méthodes.

J'ai fait l'analyse d'un levain employé à faire le pain, au point de vue des organismes microscopiques qu'il contenait. Ce levain était celui de la ferme de Sologne dont j'ai déjà parlé, ferme éloignée de toute brasserie; il y est conservé par cultures successives dans la pâte de pain de Seigle, sans être

jamais renouvelé. On fait le pain une fois par semaine, et chaque fois on réserve une portion de la pâte, qui servira de levain pour la semaine suivante.

Je prélève une petite portion d'une masse de levain pétri depuis sept jours; je la délaye dans de l'eau et je l'examine au microscope; je trouve de gros grains d'amidon, de fins filaments droits ou coudés, appartenant au genre *Bacillus*, et de petites cellules à contenu granuleux qui peuvent appartenir au genre *Saccharomyces*. Une autre petite portion, prélevée, avec un tube flambé, au milieu de la masse de levain, est semée dans un tube contenant du moût de raisin stérilisé. Au bout de deux jours, la fermentation se déclare dans le moût de raisin. L'examen microscopique y fait voir de petites cellules rondes qui paraissent appartenir à l'espèce que M. Engel a nommée *S. minor*. En faisant plusieurs cultures successives dans le moût de raisin, je ne tarde pas à reconnaître que toute trace de *Bacillus* a disparu, mais aussi que plusieurs espèces de *Saccharomyces* se développent simultanément. Un voile épais garnit la surface : l'examen au microscope montre qu'il est formé de *Mycoderma vini* (appelé encore *Saccharomyces Mycoderma*). Le dépôt du fond montre des cellules de deux grosseurs très différentes. Une culture dans de l'eau de levûre sucrée d'acidité 7 (1) fait immédiatement disparaître le *Mycoderma vini;* mais il reste encore deux espèces distinctes. Les cultures successives en moût de cerises faisaient prédominer les plus grosses cellules. Ce mode de séparation ne m'inspirant que peu de confiance, j'ai recours à la chaleur. La levûre mélangée est portée à 55 degrés pendant une minute. Après ce traitement les plus petites cellules sont mortes ; les grosses subsistent : c'est une levûre pure ; nous la retrouverons sous la désignation de levûre XI.

Cherchons maintenant à isoler l'autre espèce. Je sème la levûre mélangée dans des tubes de moûts d'acidité 8, 10

(1) C'est-à-dire telle que 1 volume de liqueur est saturé par 7 volumes d'eau de chaux ; c'est toujours ainsi que je mesurerai l'acidité.

et 12. Dans chacun de ses tubes, il se développe un organisme formant voile à la surface à la façon du *Mycoderma vini*, mais constitué par des cellules d'une forme différente : elles sont tout à fait rondes, plus petites que les cellules de levûre ordinaire; d'après leur aspect elles peuvent appartenir à l'espèce *S. minor*. Les cellules qui ont poussé dans le tube d'acidité 12, semées dans un second tube de même acidité, ne se multiplient pas : c'est donc une acidité qui ne permet pas plusieurs cultures de suite. J'ai recours au tube d'acidité 10 : une goutte du dépôt de ce tube, semée dans le moût d'acidité 12, donne un développement appréciable; quelques cellules de cette dernière culture, semées dans du moût de bière, donnent un développement luxuriant, formant un voile grimpant à la surface, mais ne produisant aucune fermentation (voy. pl. XIII, fig. 2).

Par conséquent le *S. minor* que j'avais cru voir au début, ou s'est perdu dans les cultures successives, ou n'existait pas du tout, et était remplacé par de petites cellules rondes, qui, en réalité, n'étaient que ce que nous appelons des *torulas*. Me rappelant cependant que la fermentation première avait été provoquée par de petites cellules rondes très différentes de la levûre XI, je n'ai pas renoncé après cette expérience à mettre en évidence le *S. minor*.

J'ai eu recours à une autre culture dont la semence primitive, empruntée au même levain, avait été cultivée deux fois dans du moût de raisin et une fois dans un moût d'acidité 7 : les dernières cultures ne présentaient plus du tout de voile, mais les cultures nouvelles donnaient naissance à des cellules de deux sortes. J'ai soumis cette levûre mélangée au double traitement précédent. Par la chaleur, j'isolais la levûre XI. Par des cultures plusieurs fois répétées dans des moûts d'acidité 4 et 5, j'ai isolé au contraire les petites cellules rondes : celles-ci faisaient parfaitement fermenter le sucre; elles appartenaient bien au *S. minor* (pl. XV, fig. 30).

Cette analyse a donc fourni, outre les bactéries, quatre organismes différents : le *Mycoderma vini*, qui n'a pas été isolé (c'était inutile), deux véritables levûres et un organisme sem-

blable au *Saccharomyces* par sa forme, mais dénué du rôle de ferment. Ces trois derniers organismes ont été isolés. Remarquons en passant que, sans cette séparation complète, il aurait été impossible de savoir si les petites cellules rondes observées au début appartenaient réellement à un ferment alcoolique.

Je ne traite pas ici la question de la nature de la fermentation panaire. Cependant les faits précédents m'amènent à en dire un mot. Il a été publié récemment d'intéressants travaux sur ce sujet. M. Chicandard (1) a établi que la fermentation panaire n'est pas une fermentation alcoolique, et nie même la présence de tout ferment alcoolique dans le levain. Cette manière de voir a été confirmée par une note de M. Marcano, relative à la panification au Venezuela (2). Cependant M. Moussette (3), travaillant sous la direction de M. Barral, a tiré 1,60 d'alcool pour 100 en volume, du liquide obtenu par la condensation des vapeurs qui s'échappaient d'un four pendant la cuisson du pain.

Les résultats dont je viens de rendre compte me paraissent confirmer la théorie de M. Chicandard pour le point le plus important. Il faut bien que la fermentation panaire *principale* ne soit pas une fermentation alcoolique, pour que dans du levain de huit jours en pleine fermentation, propre à faire lever de la pâte nouvelle en quelques instants, l'examen microscopique n'ait révélé que de rares cellules dont l'identification avec de la levûre était douteuse. C'est en effet ce que j'ai observé : sans les cultures, il m'aurait été impossible d'affirmer la présence de *Saccharomyces* dans ce levain ; et pourtant la levûre XI est en grosses cellules rondes bourgeonnantes bien visibles ; le *S. minor*, plus petit, est également facile à apercevoir lorsqu'il est en pleine végétation : il forme des chapelets ou des paquets de cellules rondes qu'il est impossible de confondre avec des grains d'amidon (pl. XV, fig. 29 et 30).

(1) *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. XCVI, p. 1585.
(2) *C. R.*, t. XCVI, p. 1733.
(3) *Ibid.*, p. 1865.

Si l'abondant dégagement de gaz qui avait considérablement multiplié le volume du levain examiné avait été produit par les *Saccharomyçes*, ceux-ci auraient dû présenter une végétation luxuriante.

Les *Bacillus*, au contraire, étaient bien visibles : il n'était pas besoin de les faire multiplier par la culture pour les mettre en évidence.

Cependant refuser tout rôle, même accessoire, à la levûre, me paraît difficile quand on voit un levain de ferme, loin de toute brasserie, conserver deux espèces de levûre particulières, car, comme on le verra dans cette étude, les deux espèces que j'ai trouvées dans ce levain sont différentes des levûres de brasserie ainsi que de celle du vin.

A la vérité, les faits qui précèdent ne fournissent aucun renseignement sur le rôle que peut jouer la levûre dans la fermentation panaire, mais ils permettent du moins d'en affirmer la présence dans un levain de pain, conformément au résultat annoncé par M. Engel.

Comme second exemple d'analyse, je citerai celle d'un moût en fermentation spontanée. On a pris des pommes à cidre ; on les a écrasées, additionnées d'eau, et la masse a été pressée. Le moût obtenu a été placé dans une grande fiole et porté à l'étuve. La fermentation s'étant déclarée, l'examen microscopique a montré diverses cellules de *Saccharomyces*, ainsi que des bactéries. Plusieurs cultures dans du moût de cerises et dans de l'eau de levûre sucrée acide firent disparaître les bactéries : il restait du *Mycoderma vini* et une levûre véritable. Le Mycoderme fut éliminé par des cultures dans un milieu d'acidité 4. On aurait pu croire à ce moment avoir obtenu une levûre pure : l'examen microscopique montrait des cellules assez semblables entre elles, que nous décrirons bientôt sous la désignation de levûre VI (pl. XIV, fig. 16 et 16 *bis*).

Cette levûre est semée dans plusieurs tubes de moût de cerises répartis en quatre groupes de cinq tubes, lesquels sont portés respectivement à 59, 60, 61 et 62 degrés. La semence déposée dans ces tubes avait été empruntée à une

culture très ancienne, datant de sept mois. Les cinq tubes du premier groupe entrèrent en fermentation, il n'y en eut que quatre du second groupe, et trois du troisième. Parmi les cinq tubes du quatrième groupe, qui avaient été portés à 62 degrés, un seul avait conservé de la levûre vivante, et cette levûre, examinée au microscope, se montra différente de la semence. C'était celle que nous retrouverons plus loin avec le n° VII (pl. XIV, fig. 18). Elle a été soumise à plusieurs cultures successives après chauffage à 62 et même 63 degrés.

La levûre du cidre n'était donc pas pure : elle contenait la levûre VII et une autre. Cette dernière a été isolée par cultures dans des milieux de plus en plus acides : dans les milieux d'acidité supérieure à 8, elle ne se multipliait pas d'habitude ; cependant j'ai obtenu exceptionnellement une culture dans un milieu d'acidité 10. C'est à cette culture que j'ai emprunté ma semence pour toutes les expériences relatives à la levûre VI. Jamais trace de levûre VII ne s'y est montrée.

Ce n'est pas tout : la levûre VII elle-même n'était encore qu'un mélange. En effet, désirant un jour faire une culture de levûre VII, j'empruntai ma semence à une culture faite deux mois et demi auparavant. A ma grande surprise, il se développa une levûre d'un aspect microscopique tout différent de celui que je connaissais : j'examinai alors plusieurs anciennes cultures de cette même levûre, et je rencontrai dans les dépôts deux formes différentes de cellules, la forme que je connaissais déjà comme étant celle de la levûre VII, et en même temps la nouvelle forme. Une nouvelle séparation était à faire. J'essayai l'emploi de mes moyens habituels, mais cette fois avec un demi-succès seulement : les deux levûres supportaient à peu près la même température et la même acidité ; on aurait donc pu croire à l'identité de ces deux levûres, et pourtant la différence de forme se conservait nettement à travers la série des cultures successives faites dans des conditions semblables. J'ai fini par isoler la levûre VII par des cultures dans des milieux d'acidité difficilement supportée (acidité 5), mais je n'ai pas pu jusqu'à présent obtenir l'autre levûre exempte de levûre VII.

Cette analyse, qui a fourni du *Mycoderma vini* et trois espèces de levûre dont deux ont été isolées, présente l'emploi des quatre procédés de séparation combinés. Il m'a semblé utile de la décrire en détail parce qu'elle donne la solution d'un problème pratique. Le brasseur est souvent aux prises avec de grandes difficultés provenant du mélange de plusieurs espèces de *Saccharomyces :* rarement son levain est constitué par une espèce unique, ce qui serait favorable à la régularité de la fermentation. L'application des procédés qui viennent d'être décrits permet d'isoler les espèces, d'étudier la fermentation que chacune d'elles produit, et de donner la préférence à celle qui fait la meilleure bière.

Heureusement il n'est pas toujours aussi pénible d'obtenir un échantillon de levûre pure. On obtient quelquefois ce résultat du premier coup. C'est l'avantage des cultures de micro-organismes en général faites avec une semence empruntée à un milieu où elle est rare. Quand, par exemple, je dépose une petite fleur comme celle du *Sedum rubens* ou de l'Érable sycomore dans un tube de moût de fruit, il arrive parfois qu'il se développe une seule espèce de levûre. J'ai quelquefois profité de semblables chances.

Une fois en possession d'échantillons de levûres pures ou supposées telles, et je n'en avais pas moins de trente et un regardés provisoirement comme différents, il fallait rechercher uels étaient ceux qui appartenaient à des espèces réellement distinctes. J'ai institué pour cela un grand nombre d'expériences de comparaison dont je rendrai compte en désignant provisoirement chaque espèce de levûre par un simple numéro d'ordre. Les espèces que je regarde définitivement comme distinctes sont au nombre de dix-neuf au moins. Je laisse de côté dans cette étude celles dont l'autonomie est encore douteuse : il y aura donc dix-neuf numéros. Les levûres **I, II, III** et **IV** proviennent de levains de brasserie ; les n^{os} **XI** et **XII** désignent celles que j'ai trouvées dans le levain de pain de Seigle, toutes les autres sont des levûres spontanées (1).

(1) Dans une note insérée au *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie,*

Les caractères qui ont servi à faire la distinction des espèces sont les suivants :

1° *Aspect macroscopique de la levûre.* — L'examen macroscopique consiste à observer si dans son développement la levûre forme un voile à la surface libre du liquide, si elle dépose des traînées de flocons le long des parois du vase, si elle abandonne au fond un dépôt pulvérulent ou floconneux, si pendant la fermentation elle trouble le moût ou le laisse limpide. Pour que ces données aient quelque valeur, il faut que toutes les cultures soient faites dans les mêmes conditions de milieu et de température, et examinées à la même époque. Dans les expériences qui vont être rapportées, les vases étaient les petits tubes de verre qui ont été décrits plus haut. Le liquide de culture était du jus de cerises étendu de trois fois son volume d'eau. La température était de 30 degrés environ.

Les levûres I, VII, VIII, IX, XI, XII, XVI, XVII ne forment pas de voile à la surface du liquide. Les levûres VI et XVI ne forment pas non plus de voile, mais présentent souvent à la surface libre un ou plusieurs petits îlots de cellules. Les levûres II, III, IV, X, XIII, XVIII, XIX, forment un voile floconneux facilement dislocable. Enfin il y a deux espèces, V et XIV, qui produisent des voiles tout à fait membraneux, ridés, à la manière du *Mycoderma vini*. Celui de la levûre V est sans ténacité; les secousses le disloquent facilement; celui de la levûre XIV est au contraire épais et tenace; si l'on agite le liquide, le voile tombe au fond sans se déchirer.

L'examen du dépôt n'est caractéristique que pour un petit nombre d'espèces. Généralement celles qui ne forment pas de voile à la surface abandonnent au fond du liquide un dépôt pulvérulent, tassé, ou finement floconneux. Souvent le dépôt qui s'est formé au début de la fermentation est pulvérulent, grisâtre; plus tard on le trouve surmonté d'un dépôt floconneux blanc : la différence de couleur des dépôts successifs est

année 1883, j'ai déjà décrit la plupart de ces levûres, quelques-unes avec des numéros d'ordre différents.

liée au changement de couleur du moût : celui-ci se décolore toujours plus ou moins pendant la fermentation active. La matière colorante se précipite et colore la levûre ; quand cette précipitation est achevée, la levûre qui continue à se déposer est blanche.

Les dépôts caractéristiques sont ceux des levûres II, XIV et XV. La levûre II abandonne un dépôt en gros flocons isolés qui ressemblent à un précipité caillebotté de chlorure d'argent ; ce caractère est mieux mis en évidence quand on fait la culture dans un vase à large fond contenant une faible épaisseur de liquide : les autres levûres tapissent complètement le fond d'une pâte d'aspect homogène pour l'œil ; celle-ci au contraire abandonne de gros flocons qui laissent voir le verre parfaitement propre entre leurs intervalles.

La levûre XIV abandonne un dépôt exceptionnellement volumineux, floconneux et écailleux, composé de feuillets successifs. Ce dépôt provient du voile superficiel qui tombe sous l'influence des secousses, est remplacé par un second, lequel tombe à son tour, et ainsi de suite indéfiniment. Quand la culture est faite dans un tube suffisamment étroit et à l'abri des secousses, ce n'est pas au fond, mais à la surface libre, que l'on trouve ce dépôt d'une épaisseur exceptionnelle.

La levûre XV forme un dépôt en choux-fleurs serrés, qui grossissent beaucoup sans s'aplatir.

Les levûres qui troublent le moût pendant la fermentation dans les conditions où j'ai expérimenté sont les n°s III, V, VI, VIII, X, XI, XVI. Les autres ne restent pas en suspension dans le liquide, ou le remplissent de flocons entre lesquels la limpidité subsiste. Ce caractère est loin d'être absolu : il n'a de valeur que par comparaison, et autant que les cultures sont faites dans des conditions aussi identiques que possible. Les levûres I, II et IX troublent quelquefois légèrement le liquide.

2° *Aspect microscopique.* — L'examen microscopique a été fait surtout dans deux conditions spéciales. Les cellules ont été examinées d'abord à l'état jeune, pendant la multiplication active. Dans cet état, certaines levûres sont à peu près complè-

tement sphériques (VII, XI, XII, XV, XVIII), d'autres sont ovoïdes (I, X, XVII), d'autres sont très allongées (II, XIV, XVI), mais peuvent présenter aussi les formes rondes ou ovales. Les dimensions, comme la forme, varient d'une espèce à l'autre.

Voilà pour la forme des cellules individuelles. Leur mode de groupement est souvent caractéristique. Dans les espèces les plus actives comme ferments, les cellules sont généralement peu groupées. Au contraire, les levûres XII, XIII, XIV, XV, présentent des paquets de cellules qui restent soudées ensemble en nombre très variable, soit en chapelets linéaires ou rameux, soit en masses mûriformes ou étoilées.

Ces caractères fournis par les cellules jeunes sont souvent trompeurs. Ils se modifient à mesure que la culture s'avance. Des cellules d'abord sphériques peuvent s'allonger en véritables tubes; les dimensions sont des plus variables, surtout pour certaines espèces, notamment pour la levûre XIV. Le mode de groupement varie beaucoup aussi.

Le second état qui a fourni d'utiles caractères microscopiques est celui que prennent les cellules superficielles dans les cultures où la fermentation est terminée. Les cellules qui forment voile à la surface développent souvent à leur intérieur des corps ronds assimilables à des spores. Cette observation, faite sur toutes les levûres, a fourni des caractères différentiels importants. Les levûres VIII et XVII donnent très facilement de ces ascospores : les cellules superficielles, examinées plusieurs semaines après l'ensemencement, sont presque toutes remplies de petites boules au nombre d'une ou plusieurs, quatre ou cinq au maximum, disposées soit en file linéaire, soit en pile de boulets; quelquefois la membrane enveloppante est à peine visible, et le reste du contenu de la cellule a disparu. C'est exactement l'aspect des thèques figurés par Max Reess (1) et par M. Engel (2).

(1) *Botanische Untersuchungen über die Alkoholgährungspilze*, Taf. I. fig. 16.

(2) Engel, *Les ferments alcooliques*. Thèse pour le doctorat, 1872.

Dans la plupart des espèces, les cellules vieilles superficielles, sans se résoudre entièrement en spores, présentent un contenu granuleux, au milieu duquel on voit une ou deux petites boules.

Enfin dans les espèces IV, VII, XIII, en examinant les cellules vieilles des voiles superficiels, je n'ai observé que de petits grains plus ou moins libres et plus ou moins nombreux.

Certaines espèces (XVIII et XIX) présentent dès l'état jeune, au milieu de cellules bien vivaces, des boules légèrement colorées en brun verdâtre, au nombre d'une ou plusieurs par cellule. Je ne saurais dire quelle en est la nature, mais comme elles sont à peu près constantes dans certaines espèces, et manquent constamment dans d'autres, elles fournissent un caractère distinctif. Je ne parle pas ici des vacuoles, que l'on connaît depuis longtemps, et que présentent surtout les levûres actives, comme celles de la brasserie, les levûres V, XVI, et autres.

3° *Actions des levûres sur le sucre de canne.* — Certaines levûres font fermenter le sucre de canne aussi bien que le glucose ; d'autres ne peuvent provoquer la fermentation que de ce dernier sucre. Pour faire l'épreuve, je sème la levûre en quantité imperceptible dans un mélange neutre au tournesol d'eau de levûre et de sucre de canne, stérilisé par un chauffage en vase clos à 115 degrés. Dans ces conditions les levûres de I à XV ont produit une fermentation manifeste ; les autres, de XVI à XIX, se sont développées abondamment, mais sans dégager une seule bulle de gaz et sans modifier la saveur sucrée du liquide. La levûre XVI s'est même très peu développée. Ces dernières sont pourtant bien des ferments alcooliques, car semées dans un mélange d'eau de levûre et de glucose elles transforment ce sucre en alcool avec dégagement de gaz. Ce caractère, d'une netteté absolue, répartit en deux groupes toutes les levûres que j'ai étudiées : j'appellerai levûres *inversives* celles du premier groupe, parce qu'elles sont capables d'intervertir le sucre de canne, et levûres *non inversives* celles du second.

4° *Résistance à l'acidité.* — Toutes les espèces ont été semées dans des mélanges d'eau de levûre, de glucose et d'acide tartrique où l'acidité était respectivement de 1/2, 1, 2, 3, ... 12, d'eau de chaux pour 1 de liquide. Cette comparaison n'a pas fourni des résultats aussi nets que je l'aurais espéré. Les premiers jours après l'ensemencement, j'observais des différences bien tranchées : certaines levûres supportaient des acidités qui empêchaient le développement de certaines autres. Mais à mesure que le temps s'écoulait, le nombre des espèces qui supportaient chaque acidité essayée allait en croissant, et au bout d'un mois presque toutes les levûres avaient supporté les acidités les plus fortes. Voici quelques faits :

Dans une expérience où les acidités essayées étaient 4, 5 et 6, au bout de trois jours les résultats étaient les suivants. Aucune des levûres non inversives, XVI exceptée, ne s'était développée dans les tubes d'acidité 4 ; l'acidité 4 avait aussi empêché le développement de deux levûres inversives, XIII et XV; l'acidité 5 avait empêché le développement des levûres I et II; l'acidité 6 celui des levûres III, VIII et XIV ; les levûres IV, VI, IX et XVI avaient supporté l'acidité 6. Au bout de dix-neuf jours presque toutes les différences s'étaient effacées. Toutes les levûres inversives s'étaient développées dans le moût d'acidité 6; quant aux levûres non inversives, quelques-unes ne s'étaient encore développées que dans le liquide d'acidité 4, mais plus tard elles finirent aussi par faire entrer en fermentation les liquides d'acidité 5 et 6.

Les acidités plus élevées ont été essayées et ont donné des résultats semblables. De sorte qu'au lieu de pouvoir fixer numériquement l'acidité limite que supporte chaque levûre, je n'ai pu recueillir que des caractères un peu vagues : les levûres non inversives, sauf XVI, résistent difficilement à l'acidité; la levûre XVI, au contraire, supporte facilement même l'acidité 12 ; parmi les levûres inversives, les levûres I, II et III supportent plus difficilement l'acidité que les autres.

Ces expériences n'ont pas porté sur les levûres VII, X et XI, que je n'avais pas encore isolées à cette époque.

5° *Activité du développement.* — Dans le même milieu, à la même température, dans des vases de même forme, la semence étant toujours prise dans le même état de jeunesse et en quantité à peu près égale (une ou deux gouttes de liquide d'une précédente culture), les différentes levûres provoquent des fermentations inégalement rapides.

La comparaison a été faite dans des milieux d'acidités diverses. On observait les moments où commençait et où finissait la fermentation. Quand celle-ci est lente, le moment où elle se termine est impossible à déterminer, même à deux jours près.

Le milieu de culture étant du moût de cerises étendu d'eau, on a obtenu les résultats contenus dans le tableau suivant, où *t* désigne le nombre de jours au bout duquel on a observé le premier dégagement de gaz, et T le nombre de jours qu'a duré le dégagement de gaz :

	NUMÉRO DE LA LEVURE.	*t*.	T.
Levures inversives.....	I.....	1 jour.....	3 jours.
	II.....	1 —	3 —
	III.....	1 —	2 —
	IV.....	1 —	5 —
	V.....	1 —	2 —
	VI.....	1 —	3 —
	VII.....	1 —	3 —
	VIII.....	2 —	2 —
	IX.....	3 —	3 —
	X.....	2 —	2 —
	XI.....	1 —	2 —
	XII.....	» —	» —
	XIII.....	2 —	4 —
	XIV.....	2 —	> 6 —
	XV.....	3 —	5 —
Levures non inversives.	XVI.....	1 —	4 —
	XVII.....	2 —	4 —
	XVIII.....	4 — (?)...	> 2 —
	XIX.....	2 —	> 6 —

La levûre XII n'a pas été étudiée dans cette série d'expériences. Dans d'autres essais, elle s'est montrée capable de produire des fermentations plus rapides que la levûre II.

Les nombres qui précèdent ne doivent pas être considérés

comme bien fixes, surtout ceux qui indiquent la durée de la fermentation. Ils ne peuvent servir que de moyens de comparaison. L'ensemble des observations faites m'a montré que les levûres les plus actives sont III, IX, V, VI, X, VII, XVI, XII, II, I, IX, VIII, rangées à peu près dans l'ordre d'activité. Les levûres qui engendrent les fermentations les plus lentes sont, parmi les inversives, IV, XIII, XIV, XV, et parmi les non inversives, XIX. Les fermentations produites par les levûres non inversives, sauf XVI, sont généralement lentes.

Voici maintenant quelques résultats de comparaisons faites dans des milieux d'acidité croissante. Le tableau ci-joint fait connaître le nombre de jours t qui s'est écoulé pour chaque levûre depuis l'ensemencement jusqu'à l'apparition des premières bulles de gaz dans les milieux d'acidité 1/2, 4, 5, ... 9.

NUMÉROS DE LA LEVURE.	VALEUR DE t POUR LES ACIDITÉS.						
	1/2	4	5	6	7	8	9
	Jours.	Jours.	Jours.	Jours.	Jours.	Jours.	Jours.
I.	2	3	19	5	6	»	»
II.	2	3	19	5	6	8	»
III.	2	2	8	11	»	»	»
IV.	2	2	3	3	3	4	5
VI.	2	2	2	3	4	»	»
VIII.	2	2	2	»	»	»	»
IX.	2	2	2	3	4	5	6
XIII.	3	4	5	7	»	»	»
XIV.	3	3	3	4	3	4	4
XV.	3	5	9	9	8	9	9
XVI.	2	2	2	3	3	5	4
XVII.	5	7	»	»	»	»	»
XVIII.	2	»	»	»	»	»	»
XIX.	5	»	»	»	»	»	»

Ce tableau présente quelques anomalies qui montrent que la précision absolue est impossible dans ce genre d'expériences : la levûre XIV, par exemple, a mis quatre jours à provoquer la

fermentation en liqueur d'acidité 6, et seulement trois jours en liqueur d'acidité 7 ; anomalie semblable pour la levûre XV. Ce fait n'est pas surprenant : les acidités 1/2 4, 5 et 6 ont été essayées dans une même expérience, et les acidités 7, 8 et 9 dans une autre; la semence n'était pas la même dans l'un et l'autre cas: les conditions de culture pouvaient être aussi légèrement différentes. Il n'y a plus la même raison à invoquer pour expliquer les anomalies de ce genre présentées par les levûres I, II et XVI : pour les deux premières, les valeurs de *t* sont de dix-neuf jours en liqueur d'acidité 5, et de cinq jours en liqueur d'acidité 6; pour la levûre XVI, elles sont de cinq jours, et de quatre jours en liqueurs respectivement d'acidités 8 et 9 ; on ne peut voir là que des accidents.

Dans la majorité des cas, on voit qu'il faut régulièrement, pour que la fermentation commence, un temps d'autant plus long que le milieu est plus acide; avec les acidités 10, 11 et 12, les évaluations numériques deviennent impossibles : la fermentation tarde beaucoup à apparaître ; quelquefois elle ne se manifeste jamais par des bulles de gaz, mais seulement par l'augmentation croissante du dépôt et par la diminution de la saveur sucrée constatée quand on a mis fin à l'expérience. Il en a été de même avec les acidités 4, 5, 6, ... 9, pour les levûres non inversives autres que XVI.

Les levûres dont l'activité paraît le moins souffrir de l'acidité sont IV, XIV et XVI. Dans une expérience spéciale, elles ont produit la fermentation du moût d'acidité 12 en moins de quatre jours.

6° *Résistance à la température.* — Le procédé employé, un peu primitif par suite du manque d'appareils appropriés, présentait cependant un certain degré de précision. Un bain-marie, toujours le même, rempli d'une quantité d'eau invariable, était chauffé au moyen d'un fourneau alimenté par du gaz d'éclairage sous pression constante. Le gaz, sortant d'un régulateur Giroud, arrivait par un tube de caoutchouc que l'on serrait à volonté au moyen d'une pince à vis. Un manomètre incliné de Scholfield faisait connaître la pression. Celle-ci était

choisie de manière à ce qu'aux températures essayées l'eau du bain s'élevât de 1 degré en trois minutes.

Pour faire une expérience, on plongeait dans ce bain, l'eau étant froide, un certain nombre de tubes de moût qui venaient d'être ensemencés puis fermés à la lampe, et en même temps un tube semblable plein d'eau et portant à son intérieur le réservoir d'un thermomètre. Ensuite on chauffait. On peut admettre que la température à laquelle étaient portées les semences était donnée par le thermomètre. Quand celui-ci indiquait le degré voulu, on retirait les tubes; on les laissait refroidir, puis on les ouvrait dans une flamme; pour éviter toute rentrée de germes, on les coiffait de petits chapeaux de verre, et on les portait à l'étuve. En vue d'éliminer les phénomènes accidentels, on faisait toujours l'essai de chaque température sur trois, quatre ou cinq tubes de la même levûre. De plus, chaque expérience portait sur plusieurs levûres à la fois, de manière à fournir, sinon des nombres absolus exacts, au moins d'utiles comparaisons entre les levûres essayées, lesquelles se trouvaient placées dans des conditions identiques.

J'ai ainsi déterminé la température mortelle pour chaque levûre en essayant d'abord des températures se suivant de deux en deux degrés, puis de degré en degré. Celle que j'appelle mortelle, diminuée d'un degré, devient une température supportable. Elle varie naturellement avec la vitesse de l'échauffement : les nombres adoptés ne s'appliquent qu'à la vitesse de 1 degré en trois minutes dans le voisinage de la température mortelle. L'ensemble de ces nombres forme une échelle qui s'étend de 52 à 64 degrés. En voici le tableau :

TEMPÉRATURES.	LEVURES QU'ELLES TUENT.
52 degrés	XVI.
53 —	XII, XV, XIX.
56 —	I, IX, XIV, XVIII.
58 —	XIII.
59 —	VIII.
60 —	XVII.
61 —	II.
62 —	III, V, X.
63 —	VI, VII.
64 —	IV, XI.

Pour faire juger du degré de précision que comportent ces déterminations, je donnerai le détail d'une expérience.

Essai des températures 60, 61, 62 et 63 degrés sur les levûres II, III, IV. Ces trois levûres, prises au même âge (un jour) sont semées chacune dans onze tubes de moût de cerises; l'un de ces tubes sera gardé comme témoin, les autres seront chauffés. Ces derniers sont scellés à la lampe, puis répartis en quatre faisceaux contenant chacun trois tubes de chaque levûre, et enfin chauffés; le premier faisceau est retiré du bain-marie quand la température est montée à 60 degrés, le second à 61 degrés, etc. Après refroidissement, les tubes chauffés ayant été convenablement ouverts, sont portés à l'étuve ainsi que les tubes non chauffés.

Le lendemain, les trois témoins fermentent seuls.

Troisième jour : Rien dans les tubes II et III chauffés; parmi les tubes IV, les trois tubes chauffés à 60 degrés, les trois chauffés à 61 degrés, deux des tubes chauffés à 62 degrés et un des tubes chauffés à 63 degrés, commencent à fermenter.

Quatrième jour : Rien dans les tubes II ; parmi les tubes III, un seul fermente, c'est un de ceux qui ont été chauffés à 61 degrés. Tubes IV : tous les tubes chauffés à 60, 61 et 62 degrés ; et un seul des tubes chauffés à 63 degrés fermentent.

Mêmes résultats les jours suivants.

Ainsi, dans cette expérience, la levûre II n'a pas supporté 60 degrés. J'ai cependant inscrit 61 degrés comme température mortelle pour cette levûre, parce que dans une autre expérience trois tubes sur quatre avaient supporté 60 et non 61 degrés. La levûre III a présenté une anomalie : aucun des tubes n'a supporté 60 degrés, tandis qu'un tube sur trois chauffés à 61 degrés a fermenté. Pour cette levûre, la température de 61 degrés ne peut être considérée que comme une limite. La levûre IV a supporté les températures de 60, 61, 62 et 63 degrés, cette dernière comme température limite. Des anomalies comme celle qu'a présentée ici la levûre III ne sont pas rares, quand on arrive aux tem-

pératures limites : il en peut résulter des erreurs de 1 ou même 2 degrés sur les températures mortelles. Pour les éviter, j'ai, autant que possible, dans les cas douteux, mis en expérience quatre ou même cinq tubes à la fois pour chaque levûre et pour chaque température. Mais on conçoit que l'expérience devient beaucoup plus difficile quand on multiplie ainsi le nombre des tubes : la consommation en devient telle, au bout de quelques expériences semblables, qu'on est bientôt exposé ou à la pénurie, ou à l'encombrement. Je ne puis donc répondre des températures mortelles absolues qu'à 1 ou 2 degrés près ; et ce que des expériences telles que la précédente font connaître le plus exactement, ce sont les différences de résistance de diverses espèces.

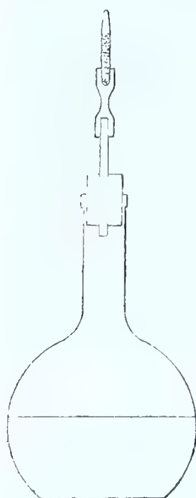
7° *Pouvoir alcoogène et pouvoir fermentatif.* — Chaque levûre est capable, en présence d'un excès de sucre, de produire une certaine proportion maxima d'alcool à peu près constante pour une même levûre et différente d'une levûre à une autre. C'est cette proportion maxima d'alcool que j'appelle le *pouvoir alcoogène*.

Quant au *pouvoir fermentatif*, j'appelle ainsi le poids d'alcool formé pendant la disparition de 100 grammes de saccharose ou du poids équivalent (105 grammes) de glucose. Plus la levûre est puissante comme ferment, moins elle emploie le sucre à autre chose qu'à en faire de l'alcool.

J'ai mesuré le pouvoir alcoogène des espèces qui ne détruisent pas tout le sucre d'une solution à 14 pour 100; le pouvoir fermentatif n'a été mesuré que pour cinq espèces, mais les résultats des expériences qui vont être rapportées permettent de s'en faire une idée approchée.

On fait un mélange de sucre de canne, d'eau de levûre, d'acide tartrique et d'eau distillée. L'acide tartrique a été ajouté pour permettre la stérilisation du liquide à 100 degrés. La proportion d'acide employé ($0^{gr},095$ pour 100 centimètres cubes) correspond à l'acidité 1/2. Ce liquide est placé dans des fioles fermées chacune par un bouchon que traverse un petit

tube de verre surmonté d'un tube de caoutchouc. Un de ces flacons est représenté dans la figure ci-contre.



On fait bouillir chaque fiole, puis, pendant l'ébullition, en même temps qu'on éteint la flamme du gaz, on ajuste au tube de caoutchouc un tube à coton flambé comme ci-dessus. Le liquide est maintenant stérilisé : on peut le conserver indéfiniment. Des fioles ainsi préparées sont ensemencées le même jour avec toutes les levûres inversives. La fermentation dure un temps variable d'une levûre à une autre; quand elle est bien terminée dans une fiole, on y dose le sucre qui peut être resté et l'alcool qui s'est formé. Pour soumettre à la même épreuve les levûres non inversives, on remplaçait le sucre de canne par du glucose.

L'expérience a été faite deux fois pour toutes les levûres; la première fois, pour les levûres inversives, le liquide contenait 10 grammes de sucre pour 100 centimètres cubes; pour les levûres non inversives la liqueur était composée de la même manière : on y avait introduit 10 pour 100 de glucose du commerce, mais elle ne contenait que 6,4 pour 100 de glucose réel dosé à la liqueur de Fehling. Dans la seconde expérience, le moût au saccharose en contenait 14,25 pour 100; le moût au glucose contenait 17 pour 100 de sucre réducteur réel.

Les résultats obtenus sont consignés dans les tableaux suivants, où les colonnes marquées A sont relatives à la première expérience, et les colonnes B à la seconde.

LEVURES INVERSIVES.

NUMÉROS DES LEVURES.	POIDS DE SUCRE pour 100cc APRÈS LA FERMENTATION		ALCOOL °/° EN VOLUME.		ALCOOL POUR 100cc EN POIDS.	
	A.	B.	A.	B.	A.	B.
		gr.			gr.	gr.
I	0	1,1	6,55	8,85	5,21	7,02
II	0	0	6,25	9,55	4,97	7,59
III	0	0	6,55	9,50	5,21	7,55
IV	0	1,7	6,35	8,50	5,05	6,76
V	0	0	6,30	9,55	5,00	7,59
VI	0	0	6,00	9,40	4,77	7,47
VII	0	0	6,05	9,50	4,81	7,55
VIII	0	0,14	6,30	9,05	5,00	7,20
IX	0	0	6,05	9,40	4,81	7,47
X	0	0	6,25	9,45	4,97	7,51
XI	0	0	6,25	9,45	4,97	7,51
XIII	1,5	2,8	4,80	6,55	3,82	5,21
XIV	3,6	4,0	3,60	4,50	2,86	3,58
XV	?	7,4	1,15	4,10	0,915	3,26

La levûre XII ne figure pas dans ce tableau, parce qu'elle n'a pas été essayée avec les mêmes solutions ; il en sera question plus loin.

Dans les expériences sur les levûres non-inversives, on prenait toujours pour terme de comparaison une des levûres inversives les plus actives, la levûre de brasserie III.

LEVURES NON INVERSIVES.

NUMÉROS DES LEVURES.	POIDS DE SUCRE pour 100cc APRÈS LA FERMENTATION		ALCOOL °/° EN VOLUME.		ALCOOL POUR 100cc EN POIDS.	
	A.	B.	A.	B.	A.	B.
	gr	gr.			gr.	gr.
III	0,30	2,22	3,75	9,00	2,98	7,15
XVI	0,92	7,95	3,30	5,40	2,62	4,30
XVII	0,87	7,64	3,10	5,30	2,46	4,22
XVIII	3,43	14,20	1,67	1,55	1,32	1,23
XIX	2,85	12,40	1,89	2,50	1,50	1,99

L'inspection de ces tableaux suggère les remarques suivantes :

1° Parmi les levûres inversives, la plupart font fermenter complètement une solution de saccharose à 14 pour 100, mais les levûres XIII, XIV et XV ne détruisent pas tout le sucre même d'une solution à 10 pour 100. Pour ces dernières levûres, je n'ai pas déterminé de pouvoir alcoogène, puisque la proportion d'alcool formé, loin d'être constante, a considérablement augmenté avec la proportion de sucre mise à leur disposition. Cela pourrait signifier simplement qu'on a mis fin trop tôt à la première expérience, bien qu'on ait effectué les dosages au bout de vingt-deux jours après l'ensemencement pour la levûre XV, au bout de vingt-neuf jours pour la levûre XIII, et au bout de quarante-six jours pour la levûre XIV. Quoi qu'il en soit, ces trois levûres ne peuvent jamais fournir beaucoup d'alcool.

2° Les levûres inversives qui ne transforment pas tout le sucre en alcool l'intervertissent néanmoins, car le dosage du sucre après fermentation était fait directement avec la liqueur de Fehling : c'était donc du sucre réducteur qui restait (1). Dans le premier tableau, les nombres inscrits aux deux premières colonnes représentent les poids de saccharose équivalents aux poids de sucre réducteur fournis par les dosages.

Ce fait est une preuve de plus d'un fait déjà bien établi, à savoir que l'action de la levûre sur le sucre de canne résulte de deux fonctions distinctes et séparables : inversion, puis fermentation.

3° Aucune des levûres non inversives ne détruit tout le sucre d'une solution de glucose à 6,4 pour 100 ; la levûre inversive III elle-même n'a pas détruit tout le sucre : il est pro-

(1) Comme il y avait un peu d'acide tartrique dans les liqueurs, on pourrait croire que l'inversion a été produite par cet acide, et non par les levûres. Il n'en est rien, car des fioles témoins, préparées de même, mais non ensemencées, ont été conservées, et le sucre interverti en a été dosé au bout de cinq mois : la quantité de sucre interverti qu'on y a trouvée était toujours de beaucoup inférieure à celle qui avait été intervertie dans les fioles ensemencées : l'inversion était donc due à la levûre.

bable que ce n'est qu'une apparence, et que les 0,3 pour 100 de substance réductrice laissés dans la liqueur par cette levûre étaient non du glucose, mais une impureté du glucose. Les levûres non inversives qui peuvent produire le plus d'alcool sont les levûres XVI et XVII. Elles ont approché de bien près de la levûre III dans la première expérience. Mais en présence d'un excès de glucose, elles ne peuvent guère donner plus de 5,5 pour 100 d'alcool en volume, dans des conditions où la levûre III en fournit 9 pour 100.

4° Pour les levûres non inversives XVIII et XIX, qui ne détruisent pas tout le glucose d'une solution à 6,4 pour 100, le pouvoir alcoogène s'est montré à peu près invariable : quelle que soit la proportion de sucre mise à leur disposition, les levûres XVIII et XIX donnent de 1,5 à 2,5 pour 100 d'alcool, au plus.

Les données précédentes permettraient de calculer le pouvoir fermentatif de chaque levûre, si j'avais pris soin de mesurer le volume final de chaque liqueur fermentée de manière à pouvoir calculer chaque fois le sucre disparu total et l'alcool formé total. Malheureusement les expériences étant faites d'abord dans un autre but, j'ai omis cette mesure. J'ai cependant déterminé le pouvoir fermentatif de cinq levûres dans des expériences spéciales. Le volume et le titre du moût primitif étant bien connus, je mesurais exactement le volume après la fermentation, puis je dosais le sucre et l'alcool. De ces données, on déduisait le poids d'alcool correspondant à 100 grammes de saccharose ou à 105 grammes de glucose détruits. La mesure du volume final accusait une perte d'environ deux à trois volumes pour 100. L'acide carbonique et la vapeur éliminés contenaient de l'alcool dont il était impossible de tenir compte : les nombres trouvés pour le pouvoir fermentatif sont donc tous un peu trop faibles ; l'erreur peut monter à un peu plus d'une unité pour chaque nombre, comme je m'en suis assuré en la calculant dans la supposition où le volume disparu aurait la même richesse en alcool que le liquide restant. Les levûres sur lesquelles ont porté ces expé-

riences sont, pour les inversives, II, XII et XV ; pour les non inversives, XVI, et une autre, dont j'avais résolu de ne pas parler dans ce travail parce que je ne suis pas sûr qu'elle soit distincte de celles que je décris ici ; elle n'a donc pas de numéro, elle se rapproche de XVIII par l'ensemble de ses caractères : je l'appellerai *x*.

Les résultats sont consignés dans les tableaux suivants :

LEVURES INVERSIVES.

NUMÉROS DES LEVURES.	POIDS DE SUCRE pour 100cc		ALCOOL %		POUVOIR FERMENTATIF.
	avant fermentation.	après fermentation.	en volume.	en poids.	
II	gr 14,25	0	9,2	7,27	49,7
II	7,00	0	4,3	3,41	47,6
XII	14,00	8,51	3,4	2,70	46,6
XII	7,00	0,93	3,65	2,90	46,1
XV	14,00	8,59	2,75	2,18	38,3
XV	7,00	3,75	1,69	1,34	39,3

LEVURES NON INVERSIVES.

NUMÉROS DES LEVURES.	POIDS DE GLUCOSE pour 100cc		ALCOOL %		POUVOIR FERMENTATIF.
	avant fermentation.	après fermentation.	en volume.	en poids.	
XVI........	gr 6,40	gr 0,92	3,30	2,62	48,6
X..........	6,40	2,20	2,10	1,66	40,3

Ces expériences fournissent plusieurs renseignements, au point de vue du pouvoir alcoogène comme du pouvoir fermentatif. La levûre XV a encore produit des proportions variables

d'alcool, mais cette levûre produit des fermentations si tranquilles qu'il est impossible de savoir si elles sont terminées. Le levûre XII, au contraire, a toujours fourni environ 3,5 d'alcool pour 100 en volume quand la richesse du moût en sucre a varié du simple au double : le pouvoir alcoogène en est donc déterminé.

Le pouvoir fermentatif s'est montré à peu près constant pour une même levûre et différent d'une levûre à une autre.

On voit que la levûre XVI (*Saccharomyces apiculatus*) a un pouvoir fermentatif à peu près égal à celui d'une levûre de bière (II).

La levûre de pain XII (*Saccharomyces minor*), tout en ayant un pouvoir alcoogène faible, a un pouvoir fermentatif voisin de celui de la levûre de bière. La levûre XV, qui s'en rapproche beaucoup pour les caractères morphologiques, s'en éloigne nettement par son faible pouvoir fermentatif. Cette dernière et la levûre x sont des ferments peu puissants : elles consomment une notable proportion de sucre pour en faire autre chose que de l'alcool.

Tels sont les caractères qui ont été observés comparativement sur tous les échantillons de levûre obtenus. C'est l'ensemble de cet examen qui m'a conduit à distinguer dix-neuf espèces, en me bornant à celles qui sont le plus manifestement différentes entre elles. Sont-ce bien de véritables espèces au sens où l'on prend ce mot en biologie? Il est difficile de répondre à cette question. Les caractères morphologiques, seuls admis dans les sciences naturelles comme éléments de classification, manquent ici de netteté ; pour trouver des différences sensibles, il faut aller aux extrêmes. Par exemple, la levûre XV, dont les cellules n'ont que 3 ou 4 micromillimètres de diamètre et sont à peu près sphériques, se distingue nettement de la levûre I, dont les cellules sont trois fois plus grosses et ovales. Mais, outre que dans bien des cas les différences morphologiques sont beaucoup moins sensibles, ces caractères sont ici d'une valeur douteuse, parce que dans une même espèce on les voit varier suivant les circonstances : le

volume des cellules, leur forme, leur mode de groupement, dépendent de l'acidité du milieu, de la température, de l'âge des cellules, et par conséquent peuvent difficilement fournir des caractères vraiment spécifiques.

Les caractères physiologiques sont, d'après mes expériences, plus tranchés et plus fixes, notamment ceux qui sont tirés du rôle chimique des diverses levûres et de leur résistance à la température. Mais quand on voit des micro-organismes pathogènes se modifier tellement, sous l'influence d'artifices de culture, que leur virulence peut être graduée à volonté, et en particulier être entièrement annulée, on hésite à fonder la distinction des espèces sur les caractères tirés des fonctions vitales, ce qui est d'ailleurs contraire à l'esprit des sciences naturelles. Je n'ose donc décider si ce sont de véritables espèces que j'ai isolées, ou seulement des variétés; j'incline cependant à les considérer comme des espèces, parce que les caractères qui me servent à les distinguer n'ont guère moins de valeur que ceux qui séparent deux espèces incontestées, le *Saccharomyces apiculatus* et le *S. cerevisiæ*.

Ces restrictions faites, j'arrive à la description particulière de chaque espèce, en suivant l'ordre des numéros, qui est à peu près celui de l'activité que montrent les diverses levûres comme ferments, en commençant par les plus actives (1). A moins que des conditions spéciales ne soient mentionnées, les caractères indiqués se rapportent à des cultures faites à 30 degrés dans du moût de cerises contenu dans des tubes, comme ceux de la figure 2. Le moût employé est parfaitement limpide par lui-même.

(1) J'ai déjà décrit la plupart de ces espèces dans une note insérée au *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, 3e série, t. VII. La suite de mes recherches m'ayant amené à faire quelques changements, je n'ai pas conservé ici les mêmes numéros d'ordre que dans cette note.

PREMIER GROUPE. — *Levûres inversives.*

Levûre I. — C'est une levûre basse de brasserie; elle procède d'une semence que j'ai emportée du laboratoire de M. Pasteur en 1880.

Aspect macroscopique. — Elle ne forme aucune agglomération de cellules à la surface, et ne trouble pas sensiblement le moût pendant la fermentation. Quand celle-ci est terminée, elle forme simplement au fond du vase un dépôt pulvérulent.

Aspect microscopique. — Les cellules en voie de bourgeonnement sont grosses, d'une forme ovale assez régulière, isolées ou par groupes de deux ou trois cellules (pl. XIII, fig. 3). Une prise faite à la surface du liquide quand la fermentation est depuis longtemps terminée montre des cellules qui contiennent deux ou trois petits grains brillants (spores?) (fig. 4).

Cette levûre provoque des fermentations assez rapides et complètes.

Elle ne supporte que difficilement une acidité supérieure à 4, mais peut cependant mettre en fermentation, au bout d'une douzaine de jours, un milieu d'acidité 9; elle est tuée à 56 degrés.

Levûre II. — Levûre de brasserie (1).

Aspect macroscopique. — Forme à la surface du liquide un voile floconneux, abandonne des traînées de flocons le long des parois, forme au fond un dépôt floconneux, ne trouble pas sensiblement le liquide pendant la fermentation. Cultivée dans un vase à large fond plat, cette levûre se distingue à première vue de toutes les autres par son dépôt qui ressemble à un précipité caillebotté de chlorure d'argent.

Aspect microscopique. — Les cellules en voie de bourgeonnement ont une forme irrégulière, souvent allongée; elles sont disjointes ou rapprochées les unes des autres sans former de

(1) Prise à la Brasserie d'Allemagne, près de Caen.

longues chaînes (fig. 5). En vieillissant, au contraire, elles sont souvent réunies de manière à figurer un mycélium pluricellulaire rameux (fig. 6). Les cellules vieilles du dépôt superficiel présentent à leur intérieur tantôt d'innombrables petits grains, tantôt un, deux ou trois grains plus gros (fig. 7).

Provoque des fermentations rapides et complètes.

Pouvoir fermentatif, environ 49.

La résistance de l'acidité est à peu près la même que celle de la levûre I, c'est-à-dire faible pour les acidités supérieures à 4.

Tuée à 61 degrés.

Levûre III. — Levûre de brasserie (1).

Aspect macroscopique. — Peu différent de celui de la levûre II; cependant la levûre III trouble franchement le moût pendant la fermentation et n'abandonne pas un dépôt caillebotté.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont généralement libres ou par groupes de deux, de forme irrégulière, souvent allongée ou piriforme (fig. 8). En vieillissant cette levûre s'allonge quelquefois et forme des chaînes rameuses (fig. 9).

Les cellules vieilles du dépôt superficiel rappellent la levûre I : petits grains souvent peu nombreux (fig. 10).

Provoque des fermentations rapides et complètes.

Résiste mieux à l'acidité que les levûres I et II. Semée en même temps que ces dernières dans des moûts d'acidité croissante, elle a provoqué en deux jours la fermentation dans un liquide d'acidité 5, tandis qu'avec les deux autres, le liquide d'acidité 4 n'a commencé à fermenter qu'au bout de trois jours.

Tuée à 62 degrés.

Levûre IV. — Levûre de brasserie (2).

(1) Brasserie d'Allemagne, près de Caen.
(2) Brasserie d'Allemagne, près de Caen.

Aspect macroscopique. — A peu près le même ; le liquide n'est pas trouble.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont isolées ou par groupes de deux, allongées, non pyriformes, généralement plus petites et plus grêles que celles de la levûre III (fig. 11).

Les cellules vieilles du dépôt superficiel ont des formes encore plus irrégulières (fig. 12). Il y a des chaînes d'un assez grand nombre de cellules ; certaines cellules ont un ou plusieurs petits grains.

Provoque des fermentations complètes, mais très lentes, se prolongeant pendant un mois dans des conditions où, avec les autres levûres, la fermentation dure une huitaine de jours ou même moins. Ce caractère ne permet pas de confondre cette levûre avec II et III, qui présentent à peu près les mêmes caractères morphologiques.

Cette levûre résiste mieux à l'acidité que les précédentes, comme le montre le tableau ci-dessus. L'acidité croissant à partir de la valeur 4, elle s'est développée plus vite que les autres, et la différence de vitesse a été en croissant. Dans un moût d'acidité 12 elle a provoqué la fermentation en moins de quatre jours.

Tuée à 64 degrés.

Levûre V. — L'échantillon que j'ai étudié provient de vin rouge en voie de fermentation dans les conditions ordinaires Deux années différentes j'ai examiné le moût en fermentation dans la ferme dont j'ai parlé, et j'ai trouvé chaque fois que la fermentation principale était due à ce ferment.

Aspect macroscopique. — A la surface, flocons blancs formant une membrane épaisse, mais dépourvue de toute ténacité. Cette membrane, s'accroissant toujours, se ride et se replie plusieurs fois sur elle-même. Le dépôt du fond présente une couche pulvérulente grisâtre surmontée d'une couche de flocons blancs. C'est une levûre qu'on peut appeler *supère ;* elle trouble un peu le moût pendant la fermentation.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont générale-

ment libres ou par groupes de deux, trois ou un peu plus; forme allongée, assez irrégulière; vacuoles nettes (fig. 13).

La couche superficielle d'une culture datant d'une quarantaine de jours s'est montrée formée par des cellules rondes, serrées les unes contre les autres de manière à affecter des formes polyédriques et contenant en général une multitude de petits grains; quelques cellules contenaient un grain assez gros (spore?). Les membranes cellulaires étaient peu résistantes, car il suffisait de presser la lamelle de verre avec le doigt pour écraser ces cellules; beaucoup de petits grains bien ronds de diverses grosseurs flottaient alors dans le liquide (pl. XIV, fig. 14). Le voile d'une culture plus vieille présentait des cellules presque vides, contenant encore un nombre variable de grains de diverses grosseurs; des grains bien ronds étaient libres dans le liquide (fig. 15).

Cette levûre provoque des fermentations rapides et complètes.

Elle résiste bien à l'acidité, car elle provoque du jour au lendemain la fermentation d'un moût d'acidité 5.

Elle est tuée à 62 degrés.

Levûre VI. — L'échantillon étudié a été obtenu dans l'analyse de la levûre de cidre qui a été décrite plus haut : c'est la levûre qui a eu le rôle principal dans la fermentation de ce cidre.

Aspect macroscopique. — Pas de dépôt superficiel ou seulement un petit îlot au milieu de la surface; souvent on voit au-dessus du liquide, quand la fermentation est terminée, un anneau blanc, mais il n'y a jamais la moindre apparence de voile. Le dépôt du fond se compose d'une couche pulvérulente grise, surmontée d'une couche de fins flocons blancs. Le moût est un peu troublé.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont assez semblables à celles de la levûre V, mais de forme un peu plus régulière; de plus, elles restent plus fréquemment associées en chaînes d'un nombre variable de cellules (fig. 16). Quelquefois les cellules s'allongent en longs tubes (fig. 16 *bis*).

Les cellules vieilles du dépôt superficiel présentent tantôt une multitude de petits grains à peine distincts, tantôt deux ou trois petits grains bien visibles (fig. 17).

Provoque des fermentations rapides et complètes.

La résistance à l'acidité est relativement faible : cette levûre supporte facilement les acidités 4, 5, 6, mais très difficilement les acidités supérieures.

Elle résiste, au contraire, très bien à la température ; elle est tuée à 63 degrés.

Cette levûre pourrait être confondue avec la levûre V ; cependant elle me paraît bien s'en distinguer, d'abord par l'aspect microscopique et macroscopique, et ensuite par la résistance à la température. En effet, dans une expérience spécialement destinée à la comparaison de ces deux levûres, et où les températures essayées étaient 61, 62 et 63 degrés, les tubes de levûre V portés à 61 degrés ont seuls fermenté, tandis que parmi les tubes de levûre VI la fermentation s'est déclarée dans ceux qui avaient été portés à 61 et à 62 degrés, et dans un tube sur deux portés à 63 degrés (1).

Levûre VII. — Trouvée dans le cidre qui a fourni la levûre VI et dans le moût du raisin qui a fourni la levûre V.

Aspect macroscopique. — Aucun dépôt superficiel, mais traînées de poussière blanche le long des parois. Le dépôt du fond est entièrement floconneux ; il ne se tasse pas à la longue. Le moût ne se trouble pas pendant la fermentation.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont rondes, agglomérées en paquets souvent mûriformes (fig. 18).

Les cellules vieilles prises à la surface sont bien rondes, remplies de très petits grains peu nets (fig. 19).

Provoque des fermentations assez rapides et complètes.

Supporte mal l'acidité 4. On ne pourrait cependant pas utiliser cette propriété pour éliminer cette levûre d'un mé-

(1) Cette expérience tendrait à faire reculer à 64 degrés au moins la température mortelle pour la levûre VI ; j'ai cependant adopté 63 degrés d'après des expériences répétées où la vitesse d'échauffement avait été plus régulière.

lange, car l'échantillon que j'ai étudié provient précisément d'un mélange des levûres VI et VII qui avait été purifié par plusieurs cultures en liqueur d'acidité 4. C'est par la chaleur que la séparation a été opérée, comme nous l'avons dit plus haut.

Elle est tuée à 63 degrés.

Levûre VIII. — Trouvée dans une fleur d'Érable sycomore.

Aspect macroscopique. — Pendant la fermentation active il ne se forme pas de voile appréciable à la surface ; plus tard il peut se former un voile floconneux qui retombe par la moindre agitation. Quand on regarde une vieille culture, on ne voit rien à la surface; au fond il y a un dépôt pulvérulent coloré, surmonté d'une couche floconneuse blanche.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont allongées, de forme irrégulière, souvent pyriformes, peu groupées, (fig. 20). Les cellules du voile qui se forme ultérieurement sont très allongées (fig. 21).

Les cellules recueillies à la surface des vieilles cultures présentent l'aspect des spores découvertes par Max Rees pour la levûre de brasserie. Quelques-unes sont remplies de petits grains fins et nombreux (fig. 22).

Cette levûre provoque des fermentations assez rapides et complètes.

Elle supporte très facilement l'acidité 5, difficilement les acidités supérieures.

Tuée à 59 degrés.

Levûre IX. — Provient d'une fleur de *Petasites vulgaris*.

Aspect macroscopique. — A la surface on ne voit ni voile ni flocons. Pas de flocons non plus dans le liquide. Au fond, dépôt pulvérulent. L'aspect est tout à fait le même que celui de la levûre I. Pendant la fermentation le liquide reste limpide ou se trouble légèrement.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont allongées, souvent en massue, libres ou associées par groupes de deux ou trois (fig. 23).

Les cellules vieilles superficielles sont rares. J'ai exploré

plusieurs fois la surface libre du liquide de cultures anciennes sans en trouver. J'ai pu cependant en observer une fois : elles présentaient de grosses boules, ordinairement une seule par cellule, quelquefois deux, rarement davantage (fig. 24).

Cette levûre provoque des fermentations un peu lentes mais complètes.

Elle résiste facilement aux acidités même élevées (8 par exemple).

Sa résistance à la température est relativement faible : elle est tuée à 56 degrés.

Levûre X. — C'est la levûre déposée accidentellement dans mes tubes à culture pendant l'emplissage. Je ne suis pas absolument sûr de l'autonomie de cette espèce, qui présente une grande analogie avec la suivante. Cependant, essayée en même temps que celle-ci au point de vue de la résistance à la chaleur, elle a été tuée à 62 degrés, tandis que l'autre a résisté à 63 degrés (fig. 25 et 26).

Levûre XI. — C'est une des deux levûres retirées du levain de pain de Seigle dans l'analyse décrite plus haut.

Aspect macroscopique. — Pas de voile complet : quelques flocons seulement le long des parois. Au fond, dépôt pulvérulent surmonté de quelques fins flocons blancs. Pendant la fermentation, cette levûre trouble franchement le moût.

Aspect microscopique. — Rappelle la levûre I. Les cellules jeunes sont ovales ou sphériques, assez régulières, grosses, isolées ou par petits groupes (pl. XV, fig. 27).

Les cellules vieilles prises à la surface présentent à leur intérieur de petits grains en nombre très variable, ou bien de grosses boules, une, deux ou trois par cellule (fig. 28).

Cette levûre provoque des fermentations très rapides, plus vives même que celles que l'on obtient avec la levûre I, et complètes.

La résistance aux acides est relativement faible.

La résistance à la température est très grande et suffit pour

distinguer cette espèce de la levûre I. La température mortelle est de 64 degrés.

Levûre XII. — C'est la plus petite des deux levûres tirées du levain de pain, le *Saccharomyces minor* de M. Engel.

Aspect macroscopique. — Pas de voile à la surface; le dépôt du fond est pulvérulent. Le moût n'est pas franchement troublé pendant la fermentation.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont petites, rondes, groupées en chapelets ou en paquets multicellulaires (fig. 29). Dans des moûts très acides (acidité 4 ou 5) les cellules restaient beaucoup plus longtemps adhérentes entre elles de manière à former des paquets d'innombrables cellules (fig. 30).

Les cellules vieilles superficielles sont si rares que l'examen en est difficile; celles que j'ai observées présentaient quelquefois un ou plusieurs petits grains peu caractéristiques (fig. 31).

Cette levûre est une de celles qui provoquent les fermentations les plus rapides; elle possède cependant un faible pouvoir alcoogène : elle détruit tout le sucre du moût s'il n'y en a pas plus de 6 grammes pour 100 centimètres cubes. En présence d'un excès de sucre, elle produit toujours au plus environ 3,6 d'alcool pour 100 en volume, 2,9 pour 100 en poids. Son pouvoir fermentatif est environ 46,5.

Elle supporte bien l'acidité 4; l'acidité 5 ne la tue pas, en permet jusqu'à un certain point le développement avec faible dégagement de gaz, mais ne se prête pas à des cultures successives.

Tuée à 53 degrés.

Levûre XIII. — Cette levûre a été trouvée un grand nombre de fois sur des fleurs (*Petasites vulgaris*, *Erica mediterranea*, *Nonnea lutea*, Bourrache), sur un fruit vert (cassis), sur des insectes (Abeilles, Bourdons).

Aspect macroscopique. — Voile floconneux à la surface, en

même temps large couronne le long du verre au-dessus du liquide. De gros flocons nagent dans le liquide, qui reste limpide. Le dépôt du fond est floconneux.

Aspect microscopique. — Les cellules jeunes sont en paquets très rameux, émettant de longs tubes raides, souvent tordus, cloisonnés ou non cloisonnés ; les cellules non tubuleuses sont rondes ou ovales, bien régulières (fig. 32).

Les cellules vieilles prises à la surface du liquide ne m'ont présenté que de rares petits grains ; il y en avait de très grosses, toutes rondes, paraissant vides (fig. 33).

Cette levùre provoque des fermentations lentes et incomplètes. Son pouvoir alcoogène s'est montré au plus égal à 6,5 pour 100 en volume.

Elle supporte relativement mal les acides ; elle peut cependant, à la longue, mettre en fermentation des moûts d'acidité 6, 7 et 8.

Les expériences faites sur cette levùre pour déterminer la résistance à la température ont donné des résultats irréguliers. Ainsi essayant, dans une même expérience, les températures de 55, 56 et 57 degrés avec trois tubes par température, j'ai obtenu la fermentation dans un seul tube de chaque groupe.

Ordinairement la température de 55 degrés est mortelle ; celle de 58 degrés n'a jamais été supportée.

Levûre XIV. — Trouvée fréquemment sur des fleurs (*Sedum rubens*, Sumac, Bourrache, Framboisier), sur des fruits verts (cassis, framboises, Épine-vinette), sur des insectes (Abeilles, Mouches, Sétoines).

Aspect macroscopique. — Cette levùre, semée dans un moût fermentescible, forme d'abord une membrane analogue au *Mycoderma vini*, blanche, épaisse. Avant qu'aucune bulle de gaz se dégage, la membrane devient bientôt plus large que la surface libre du liquide; elle grimpe à plusieurs centimètres le long des parois, en même temps elle se fronce par de larges plis, des flocons pendent sous cette membrane et, se détachant de temps en temps, forment au fond un dépôt volumineux,

feuilleté ou écailleux. Bientôt le dégagement de gaz apparaît ; il n'est jamais très rapide. Si la culture est faite dans une large fiole, les bulles qui se dégagent ne percent pas le voile, et, sans cesse grossies par d'autres, forment de grosses perles de plusieurs centimètres de diamètre qui soulèvent le voile par places. Quand la fermentation est depuis longtemps terminée, on voit, à la surface et au fond, des feuillets superposés sur une grande hauteur. Si l'on vient à agiter le liquide, on voit, à la partie supérieure, se former des stries qui indiquent la superposition de couches de densité décroissante. Le dégagement de gaz n'a pas été assez vif pour mélanger ces différentes couches.

Aspect microscopique. — Pendant la période de vie active, les cellules sont remarquables par leur grande irrégularité de forme, de dimensions, de mode de groupement. Il y en a qui forment de longs rameaux à articles tubuleux, irréguliers. Même à l'état jeune, un très grand nombre de cellules présentent un ou deux grains brillants, ou davantage (fig. 34).

Les cellules vieilles prises à la surface ont un aspect peu différent : elles contiennent presque toutes des boules de diverses grosseurs (pl. XVI, fig. 35).

Cette levûre provoque des fermentations lentes et incomplètes. Son pouvoir alcoogène a été au plus de 4,5 pour 100 en volume

Elle résiste bien aux acides. Ainsi elle a mis en fermentation un moût d'acidité 12 en moins de quatre jours.

Elle résiste mal à la chaleur : elle est tuée à 56 degrés.

Levûre XV. — Trouvée sur une groseille à maquereau verte et sur un coléoptère.

Aspect macroscopique. — Ne forme pas de voile à la surface ; au fond, dépôt de gros flocons en choux-fleurs ; il se forme souvent aussi à la surface de semblables choux-fleurs, très épais, ne couvrant pas toute l'étendue, tombant facilement au fond. Le liquide reste limpide. Dans les fermentations finies

depuis longtemps, on voit, au-dessus de la surface, une couronne le long du verre.

Aspect microscopique. — Les cellules en voie de végétation active sont rondes ou peu allongées, groupées en chapelets ou en paquets irréguliers, mais non rameux; elles sont remarquables par leur petit volume et par une grande régularité de forme et de grosseur (fig. 36).

Les cellules vieilles prises à la surface sont moins régulières : on en trouve de grosses, rondes, presque vides, contenant seulement deux ou trois petits grains; beaucoup de cellules ont à leur intérieur un grain unique assez gros (fig. 37).

Cette levûre provoque des fermentations lentes et incomplètes. Les expériences faites pour en mesurer le pouvoir alcoogène, au nombre de quatre, n'ont pas donné de résultats concordants; jamais le sucre n'a été détruit totalement, et les proportions d'alcool formé ont varié de 1,15 à 4,10 pour 100 en volume.

Le pouvoir fermentatif a été trouvé égal à 39 environ. C'est donc un ferment peu énergique.

Résiste assez bien aux acidités même élevées, très mal à la chaleur : tuée dès 52 ou 53 degrés.

Il y a de grandes analogies entre cette levûre et la levûre XII (1). Au microscope l'aspect est le même, sauf que les cellules sont un peu plus petites; même résistance aussi à la température. Ce qui distingue la levûre XV, c'est, au point de vue morphologique, le dépôt en choux-fleurs, et, au point de vue physiologique, la lenteur de la fermentation qu'elle produit, ainsi que la faiblesse de son pouvoir fermentatif.

(1) Dans ma note du *Bulletin de la Société linnéenne*, je les ai confondues sous le nom de levûre XIV.

DEUXIÈME GROUPE. — *Levûres non inversives.*

Levûre XVI. — Rencontrée sur des fruits mûrs entamés (raisin, mûres de Ronce) et sur des insectes (une abeille, une guêpe); s'obtient toujours quand on écrase des fruits mûrs quelconques non choisis et qu'on abandonne le jus à la fermentation spontanée. Cette levûre est si facile à identifier que je puis la nommer dès maintenant : c'est le *Saccharomyces apiculatus.*

Aspect macroscopique. — Pas de voile à la surface, seulement la mousse abandonne un anneau le long du verre. Le liquide est troublé pendant la fermentation; le dépôt du fond, relativement peu volumineux, est pulvérulent.

Aspect microscopique. — Cellules peu groupées, ayant la forme caractéristique de citrons (fig. 38). Il est inutile d'insister sur la description de cette levûre très connue. Je ne parlerai que des cellules vieilles superficielles : l'examen d'une culture de neuf mois a fourni quelques cellules contenant une ou deux boules centrales bien nettes, le reste des cellules étant à peine visible (fig. 39).

Cette levûre provoque des fermentations rapides. M. E. Hansen (1) a annoncé le premier que le *S. apiculatus* ne fait pas fermenter le sucre de canne; mes expériences ont confirmé ce fait, mais elles m'ont donné des résultats différents de ceux de M. Hansen relativement au pouvoir alcoogène. D'après cet observateur, la levûre apiculée ne produirait que 1 pour 100 d'alcool en volume dans un moût de bière susceptible de fournir 6 pour 100 d'alcool sous l'influence d'une autre levûre. De mon côté, cultivant dans un même moût constitué par de l'eau de levûre, du glucose et un peu d'acide tartrique, d'une part la levûre III (levûre de brasserie qui donne des fermentations complètes), et d'autre part la levûre apiculée, j'ai

(1) *Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet,* 3e livraison. Copenhague, 1881.

obtenu, comme on l'a vu plus haut, avec le moût à 6,4 p. 100 de glucose :

3,75 % d'alcool en volume par la première,
3,30 % — par la seconde;

et, avec le moût à 17 pour 100 de glucose :

9,0 % d'alcool par la première,
5,4 % — par la seconde.

Dans tous les cas, le liquide fermenté avait conservé du sucre réducteur. Dans le moût à 6,4 pour 100 de glucose, les 0,92 pour 100 de matière réductrice qu'a laissés la levûre apiculée pouvaient être constitués en grande partie par une impureté du glucose, puisque la levûre III, de brasserie, a laissé elle-même 0,3 pour 100 de matière réductrice. Je puis donc affirmer que la levûre apiculée détruit à peu près tout le glucose d'une solution à 6 pour 100.

On pourrait objecter que c'est une levûre étrangère qui, vivant à mon insu en même temps que la levûre apiculée, a poussé la fermentation plus loin que n'aurait fait celle-ci seule. Je ne puis le croire, car, d'une part, ma levûre apiculée ne faisait pas fermenter le sucre de canne, donc elle n'était associée à aucune levûre inversive; d'autre part, elle a fourni plus d'alcool que toutes les autres levûres non inversives que j'ai étudiées, donc elle ne devait au mélange d'aucune de celles-ci un surcroît de puissance. Resterait à supposer qu'elle était associée à une levûre non inversive, non isolée par moi et plus puissante que toutes les autres : supposition invraisemblable, car l'examen microscopique aurait dû le révéler; la forme caractéristique de la levûre apiculée rend la constatation de sa pureté d'une facilité exceptionnelle.

La différence de nos résultats tient probablement à ce que nous n'avons pas expérimenté sur le même sucre : celui du moût de bière est surtout du maltose, le glucose n'y existerait qu'en très petite quantité si on ne l'y ajoutait pas. Le sucre dont je me suis servi est du glucose du commerce, lequel provient de la saccharification sulfurique de la fécule.

Si cette explication est vraie, il faut conclure de ces faits que le *S. apiculatus* n'agit pas plus sur le maltose que sur le saccharose.

Quant au pouvoir fermentatif de la levûre apiculée, je l'ai trouvé égal à 48,6, c'est-à-dire à peu près le même que celui d'une levûre de brasserie.

C'est, de toutes les espèces que j'ai étudiées dans les deux groupes, une de celles qui résistent le plus facilement à l'acidité. Semée dans un liquide d'acidité 12, elle en a provoqué la fermentation vive en moins de quatre jours.

Sa résistance à la température est au contraire la plus faible de toutes : elle est tuée à 52 degrés.

Levûre XVII. — Trouvée plusieurs fois dans des confitures u sirops qui étaient entrés en fermentation spontanée, ainsi que dans du glucose solide.

Aspect macroscopique. — A la surface, il ne se forme pas de véritable voile ; on n'y voit que quelques flocons ainsi que dans tout le liquide, qui d'ailleurs, reste limpide. Le dépôt du fond est à peu près pulvérulent.

Aspect microscopique. — Les cellules en voie de développement actif sont groupées en chapelets contournés ; elles sont presque rondes ou un peu ovales, d'une grande régularité (fig. 40).

Les cellules vieilles prises à la surface présentent des ascospores parfaitement nettes, au nombre de 1, 2 ou 3 par cellule ; le reste de la cellule est pâle, presque invisible (fig. *k*1).

Cette levûre est assez active ; elle provoque des fermentations un peu moins vives que la levûre apiculée, mais à peu près complètes quand le moût ne contient pas plus de 6 pour 100 de glucose. En présence d'un excès de glucose, elle n'a pas fourni plus de 5,3 pour 100 d'alcool en volume.

Elle résiste mal à l'acidité. Elle a pu cependant déterminer la fermentation d'un moût d'acidité 6, mais au bout d'un très longtemps.

Elle est tuée à 60 degrés.

Levûre XVIII. — Trouvée sur des fleurs, des abeilles et des fruits mûrs (cassis, raisin).

Aspect macroscopique. — Léger voile à la surface ; au fond, dépôt pulvérulent. Le liquide reste limpide pendant la fermentation.

Aspect microscopique. — Cellules libres ou peu groupées, si ce n'est tout au commencement du développement, presque rondes ou tout à fait rondes. Même les cellules toutes jeunes, prises au commencement de la fermentation, contiennent souvent une ou deux grosses boules très différentes des vacuoles ordinaires, présentant une légère teinte vert brunâtre (fig. 42).

Les cellules vieilles superficielles présentent à peu près le même aspect, sauf que les boules intérieures sont plus petites, et que les cellules sont de taille plus variable (fig. 43).

Cette levûre est un ferment peu actif. Elle produit dans le moût un dégagement de gaz lent, durant longtemps, accompagné d'une destruction incomplète du glucose et d'une faible production d'alcool.

Elle résiste mal aux acidités supérieures à 5, et est tuée à 56 degrés.

Je crois devoir considérer comme des variétés de cette espèce plusieurs levûres que j'ai rencontrées sur des fruits verts ou mûrs, des fleurs et des insectes, et qui n'en diffèrent que par la forme des cellules à l'état jeune. Frappé de la différence d'aspect microscopique de certaines cultures, j'ai fait de nombreuses tentatives pour trouver des caractères distinctifs, et je n'en ai trouvé aucun de précis. Les figures 44, 45 et 46 montrent les diverses formes observées.

Toutes ces levûres sont des ferments faibles qui produisent au plus 2,5 pour 100 d'alcool en volume ; il y en a qui troublent le moût pendant la fermentation. Elles résistent mal aux acides et sont tuées à 55 ou 56 degrés.

Levûre XIX. — Trouvée en grande abondance sur les fleurs, les fruits verts, les fruits mûrs et les insectes. C'est une des plus répandues dans la nature.

Aspect macroscopique. — A la surface, il se forme pendant la fermentation un grand nombre de flocons non adhérents les uns aux autres, le reste du liquide en contient aussi beaucoup, ainsi que la surface du verre, mais la limpidité persiste. Le dépôt du fond est finement floconneux.

Aspect microscopique. — Cellules souvent très grosses, libres ou groupées en chapelets rameux, allongés, souvent cylindriques. Même à l'état jeune, elles contiennent souvent de grosses boules légèrement colorées comme la levûre XVIII (fig. 47).

Les cellules vieilles prises à la surface sont généralement plus petites, et contiennent aussi des boules (fig. 48).

Cette levûre provoque des fermentations lentes et incomplètes. Elle supporte difficilement les acidités supérieures à 3 et est tuée à 53 degrés.

Il s'agit maintenant d'identifier autant que possible les espèces ci-dessus décrites aux espèces connues.

Les levûres I, II, III sont évidemment des espèces confondues jusqu'ici sous le nom de *Saccharomyces cerevisiæ.*

La levûre IV est peut-être celle que M. Pasteur a nommée *levûre caséeuse* (*Études sur la bière*, fig. 44 et 45, p. 197.)

La levûre V, par son origine et par sa forme, doit être considérée comme identique avec le *S. ellipsoideus* (Reess).

La levûre VI est une espèce voisine de la précédente ; par sa forme, elle se rapproche même davantage de celle qui est figurée dans le mémoire de Reess, sous le nom de *S. ellipsoideus* (pl. III, fig. 1, 2, 3, 4).

La levûre VII répond à la description du *S. conglomeratus* (Reess), figuré dans le mémoire de Reess (pl. II, fig. 14).

La levûre VIII répond assez bien à la description de *S. pastorianus* donnée par Reess (*loc. cit.*, p. 29), au point de vue morphologique; mais au point de vue des caractères physiologiques il y a une différence importante : le *S. pastorianus* de Reess s'est montré incapable de provoquer la fermentation du sucre de canne, ma levûre VIII, au contraire, le fait fermenter.

La levûre XII est le *S. minor* de M. Engel.

La levûre XIII est peut-être identique avec une levûre trouvée dans l'atmosphère par M. Chamberland (1).

La levûre XIV paraît identique avec celle qui est figurée dans les *Etudes sur la bière* de M. Pasteur (p. 208, fig. 50), sous le nom de *levûre aérobie du S. pastorianus*. Mes expériences me conduisent à la regarder comme une espèce autonome, car à travers un nombre très considérable de cultures successives dans des conditions variées, elle a toujours conservé ses caractères distinctifs très nets, particulièrement la propriété de former des voiles ridés volumineux et blancs. C'est probablement encore une des levûres que M. Chamberland a trouvées dans l'atmosphère (*loc. cit.*, p. 69, au bas). Elle répond aussi assez bien à la description de la *mycolevûre* de M. Duclaux (2), sauf pour l'aspect microscopique : la *mycolevûre* de M. Duclaux ne produit pas, d'après la figure qu'il en donne, de cellules aussi allongées, ni aussi différentes entre elles. Mais cette différence peut n'être qu'accidentelle.

La levûre XVI est le *S. apiculatus*.

La levûre XVII est évidemment celle que M. E. Roux a trouvée dans du glucose avarié (3).

La levûre XVIII est probablement la même que celle qu'a trouvée M. Le Bel sur des framboises, et qu'il a désignée sous le nom de *S. Wurtzii*. La description qu'il en donne, « levûre presque ronde, fournissant 2,5 pour 100 d'alcool (4) », bien qu'insuffisante pour permettre une identification certaine, concorde bien avec la mienne.

Quant aux autres espèces, savoir, IX, X, XI, XV, XIX, il m'a été impossible de les rapporter à des types connus.

Il conviendrait maintenant de donner des noms à toutes les espèces qui n'en ont pas : par prudence, je ne le ferai que pour trois des mieux caractérisées.

(1) *Origine et développement des organismes microscopiques* (*Ann. de l'École normale*, 1878. Suppl., p. 70, fig. 21).

(2) *Ferments et maladies*, p. 58.

(3) *Bull. Soc. chim.*, XXXV, p. 371.

(4) *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. XCVI, p. 1369.

Pour la levûre XIV, qui forme des voiles superficiels d'un aspect tout à fait à part, je propose le nom de *S. pseudomycoderma*; pour la levûre XIII, remarquable par ses longs rameaux tordus semblables à des vrilles, celui de *S. cirratus*; enfin je donnerai le nom de *S. Rouxii* à la levûre XVII, pour rappeler que M. E. Roux a, le premier, en France du moins (1), signalé l'existence d'un *Saccharomyces* capable de produire la fermentation du glucose, mais non d'intervertir et de faire fermenter le sucre de canne. Cette propriété avait déjà été découverte pour des Mucorinées par M. U. Gayon, mais non pour une véritable levûre.

J'adopterai le nom de *S. Wurtzii* pour la levûre XVIII.

Quant aux espèces qui restent, je continuerai à les désigner par leurs numéros d'ordre.

(1) M. E. Hansen a signalé en 1881 la même propriété pour le *S. apiculatus*. La communication de M. Roux a été faite à la Société chimique dans la séance du 11 mars 1881. La publication de M. Hansen ne porte pas d'indication de mois; il m'est donc impossible de savoir quelle est la première en date de ces deux découvertes.

Dès 1870, M. M. Reess avait cité le même fait pour le *S. pastorianus*, mais d'une manière incertaine. Voici ses propres termes : « Peut-être le fait suivant mériterait-il d'être observé de nouveau. Un jour que je n'avais pas de glucose sous la main, j'employai accidentellement un mélange d'eau de levûre et de sucre de canne pour cultiver du *S. pastorianus*, que je possédais à l'état de pureté; cette levûre ne put nullement mettre le liquide en fermentation. Je jetai donc ce liquide et je laissai de côté la levûre, la croyant absolument inactive. Quinze jours après, je mis la même levûre dans un mélange d'eau de levûre et de glucose, qui entra immédiatement en fermentation. Serait-ce par hasard que le *S. pastorianus* aurait la faculté de décomposer le glucose en alcool et acide carbonique, mais non celle de transformer le sucre de canne en glucose? Quand je me proposai plus tard cette question, je ne pus plus obtenir de *S. pastorianus* à l'état pur. »

TROISIEME PARTIE

COMPARAISON DES LEVURES DE DIVERSES PROVENANCES.

Cette analyse faite, nous pouvons comparer les levûres trouvées dans la nature avec celles des fermentations usuelles. Il n'a pas été possible, dans chaque expérience, de déterminer avec certitude toutes les espèces de levûre trouvées, mais cela a été fait dans le plus grand nombre des cas. Le tableau suivant indique toutes les espèces qui ont été trouvées, d'une part dans la nature (fleurs, fruits, insectes), d'autre part dans des fermentations usuelles, artificielles ou accidentelles (vin, cidre, sirops fermentés, bière, levain de pain). Les levûres non inversives y sont distinguées par des caractères italiques.

FLEURS.	FRUITS VERTS.	FRUITS MURS INTACTS.	FRUITS MURS ENTAMÉS.	INSECTES.	VIN.	CIDRE.	SIROPS.	BIÈRE.	LEVAIN DE PAIN.
VIII	XIII	*XVIII*	*XVI*	XIII	V	VI	*XVII*	I	XI
IX	XIV	*XIX*	*XVIII*	XIV	VII	VII		II	XII
XIII	XV (?)			XV	*XVI*	*XVI*		III	
XIV	*XVIII*			*XVI*	*XVIII?*			IV	
XVIII	*XIX*			*XVIII*					
XIX				*XIX*					

Les fleurs ont donc donné quatre levûres inversives, dont deux, VIII et IX, sont des ferments puissants.

Les fruits verts ont fourni aussi des levûres inversives et des non inversives, et ce sont les mêmes espèces que celles des fleurs, sauf que celles qui sont des ferments puissants manquent sur les fruits verts.

Les fruits mûrs ne m'ont donné que des levûres non inversives, et ceux qui étaient intacts n'ont même fourni que les moins actives comme ferments. Les espèces trouvées sur les fruits mûrs intacts sont au nombre de celles des fleurs; les

fruits entamés m'ont, au contraire, fourni une levûre non trouvée sur les fleurs, le *S. apiculatus* (XVI). Je m'empresse d'ajouter que je n'attribue pas aux résultats concernant les fruits mûrs une grande généralité, parce que mes expériences sur cet habitat ont été moins nombreuses que les autres. Comme c'est sur les fruits mûrs qu'ont ordinairement porté les observations des divers savants qui jusqu'à présent ont étudié les levûres spontanées, je ne croyais avoir rien à trouver de nouveau dans cette direction. Mais je me propose de faire de nouvelles recherches sur ce point.

Quant aux insectes, ils ont fourni des levûres inversives et des non inversives : parmi les premières il ne figure que des ferments peu puissants ; parmi les dernières se trouve le *S. apiculatus*.

Le *S. Wurtzii* est la seule espèce qui ait été trouvée partout.

Dans les moûts en fermentation spontanée ou artificielle nous retrouvons les *S. apiculatus* et *Wurtzii*, qui se rencontrent sur les fleurs ou sur les insectes; mais ces espèces n'ont là qu'un rôle secondaire; celles qui ont le rôle le plus important sont, au contraire, des espèces que je n'ai pas rencontrées dans la nature : *S. ellipsoideus* (V, VI), *S. conglomeratus* (VII), levûres de brasserie, etc.

Tels sont les faits fournis par l'expérience. Tâchons maintenant de nous en servir pour élucider la question de la conservation des diverses espèces de levûre.

Avant comme pendant la saison des fruits mûrs, plusieurs espèces ont été trouvées à la fois sur les fleurs et sur les insectes. Il me paraît donc légitime d'admettre que les levûres des fleurs y ont été semées par les insectes. Ceux-ci peuvent en avoir emprunté les germes soit à d'autres fleurs, soit à quelque source différente, par exemple au sol. L'importance des fleurs comme source de levûre aurait été mise hors de doute si j'avais pu y constater la présence de cellules de levûre en voie de bourgeonnement manifeste. Je dois avouer que je n'ai pas eu ce bonheur. J'ai examiné à ce point de vue plusieurs fleurs de Bourrache, et sans aucun succès. Mais de ce que je

n'ai pas su y voir une seule cellule de levûre, je n'en puis nullement conclure qu'il n'en existait pas. Il est, au contraire, vraisemblable que les nectaires des fleurs fournissent un milieu propre à la multiplication de la levûre.

Quand les fruits commencent à se former, les fleurs se dessèchent. Les germes de levûre qu'elles portent peuvent alors ou tomber avec les débris des organes floraux, ou rester adhérents, mais à l'état de vie latente; les fruits qui retiennent le plus de parties desséchées de la fleur, comme le cassis ou les groseilles à maquereau, pourront conserver ainsi plus de germes que ceux qui, comme les cerises, présentent une surface unie sans débris de fleurs. Ainsi s'expliqueraient en partie les différences que m'ont présentées les divers fruits verts que j'ai examinés. De plus, de nouveaux ensemencements peuvent avoir lieu par l'intermédiaire des insectes : ceux-ci ayant des préférences pour certains fruits, il en résultera tout naturellement des différences d'une espèce de fruit à une autre.

Les fruits mûrissent. Tant qu'ils restent intacts, nul changement; à mesure que le temps s'est écoulé, ils ont eu de plus en plus de chances de perdre les germes de levûre qu'ils pouvaient tenir des fleurs dont ils proviennent, et, tant qu'ils n'attirent pas particulièrement les insectes, ils ne subiront pas d'ensemencements nouveaux : aussi trouvons-nous que les germes de levûre sont rares sur les fruits mûrs intacts, et les espèces y sont les mêmes que sur les fruits verts, quoique en plus petit nombre (*S. Wurtzii* et levûre XIX).

Mais à partir du moment où quelque frelon, quelque guêpe ou autre animal a pratiqué une incision dans l'épiderme, et mis à nu le parenchyme odorant et sucré, une phase nouvelle commence. D'autres frelons, d'autres guêpes viennent à chaque instant augmenter la brèche; des insectes qui eussent été incapables de la pratiquer eux-mêmes s'empressent d'en profiter dès qu'elle est faite, et une multitude d'abeilles, de mouches et d'insectes divers sont sans cesse occupés à piller le trésor mis à découvert. Les maraudeurs ne quittent pas la place sans y laisser des traces de leur passage, des germes de

levûre : aussi trouvons-nous tous les fruits entamés chargés de germes appartenant à des espèces trouvées sur les insectes : les *S. apiculatus* et *Wurtzii*.

Ces mêmes insectes peuvent ensuite ensemencer des grains non entamés : j'ai observé un frelon qui parcourait successivement toutes les parties d'une grappe de raisin, touchant un grand nombre de grains avec ses mandibules et ses pattes, sans s'arrêter sur aucun ; il pouvait bien y déposer ainsi quelques germes de levûre.

Jusqu'ici tout s'explique aisément. Les difficultés commencent quand il s'agit de décider d'où vient la levûre qui fait le vin, ou celle qui fait le cidre. En effet, cette levûre appartient à des espèces que je n'ai retrouvées nulle part. On pourrait, il est vrai, proposer une explication fort simple, admettre que les *S. ellipsoideus* et *conglomeratus* ne sont pas réellement distincts des levûres trouvées ailleurs, mais résultent d'une transformation de celles-ci. Les levûres VIII et IX, par exemple, n'auraient pas besoin de changer beaucoup pour ressembler aux levûres du vin ; il est même possible que, telles qu'elles sont, elles jouent dans certains cas un rôle important dans les fermentations naturelles. Les autres levûres inversives trouvées sur les fleurs et les insectes, notamment le *S. cirratus*, pourraient aussi être considérées comme mères des *S. ellipsoideus* et autres, et pourquoi n'en pas dire autant du *S. Wurtzii?* — Cette explication trop facile ne saurait être considérée comme satisfaisante : c'est une supposition gratuite, car dans mes séries de culture je n'ai rien observé qui ressemblât à de telles transformations. La levûre IX est toujours tuée à 56 degrés, tandis que les deux sortes de *S. ellipsoideus* que j'ai isolées sont toujours tuées à 62 et 63 degrés ; ou plutôt, d'une expérience à l'autre, il peut bien se produire une variation d'un ou deux degrés, mais jamais de sept degrés.

Je dois donc reconnaître que les recherches précédentes ne donnent pas d'indications certaines sur l'origine des espèces si abondantes dans le vin en fermentation, à savoir des *S. el-*

lipsoideus, *conglomeratus* et même du *S. apiculatus*, que j'ai bien trouvé sur des insectes, mais non sur des fleurs. Mais, à défaut d'expériences parfaitement probantes, il est permis de raisonner par analogie.

Il est certain que le moût de raisin en fermentation spontanée doit sa levûre aux germes qui étaient adhérents au raisin avant l'écrasement. Il n'y a pas d'autre origine possible : cela a été démontré par M. Pasteur ainsi que par M. Chamberland (1). Cette levûre existe donc sur le raisin et sur d'autres fruits mûrs. Cependant je ne l'y trouve pas; j'en trouve d'autres espèces que l'expérience me fait retrouver sur les insectes et les fleurs. Évidemment les espèces utiles n'ont échappé à mon observation que parce qu'elles sont rares, mais elles ne peuvent manquer d'exister sur quelques fruits mûrs, et il est légitime de penser qu'elles y sont venues par la même voie que les autres. Mais comment ces levûres seraient-elles rares, quand on les voit pulluler en quelques heures dans les cuves où l'on vient d'écraser la vendange? — A cette objection, je répondrai que l'abondance relative d'une espèce à l'état de végétation active ne prouve rien relativement à l'abondance de la semence. Voici des expériences qui le prouvent.

J'ai recueilli, comme il a été dit plus haut, du raisin bien mûr, tantôt intact, tantôt entamé; je n'y ai trouvé que des levûres non inversives : *S. Wurtzii* et *S. apiculatus*. Le raisin de la même vigne est écrasé en grande quantité à la fois par les vendangeurs. Deux ou trois heures après, je sème deux gouttes du moût obtenu dans cinq tubes de moût stérilisé. Le

(1) Il suffit d'isoler une grappe de raisin verte, sur pied, en l'enfermant dans un bocal transparent qui ne s'oppose pas à son développement ni à l'accès de l'air, mais à celui des poussières de l'air et des *insectes*, pour que le raisin de cette grappe, devenu mûr et écrasé, ne puisse pas fermenter sans qu'on y ajoute artificiellement de la levûre, tandis que les grappes qui ont poussé à l'air libre donnent toujours, après l'écrasement, un moût qui fermente spontanément. (Voy. Chamberland, *loc. cit.*, p. 76). — M. Pasteur a fait l'expérience plus en grand, en installant des serres vitrées au-dessus de ceps de vigne entiers, et montrant que tout le raisin qui avait mûri dans cet espace isolé était incapable de fermenter spontanément après l'écrasement. (Voy. *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. LXXXVII, 1878.)

moût-semence, examiné lui-même au microscope, ne montre aucune cellule de levûre, mais les tubes ensemencés entrent tous en fermentation les jours suivants : l'examen microscopique y fait reconnaître surtout le *S. apiculatus* et la levûre V.

Le moût de la cuve, examiné le lendemain au microscope, ne montre encore rien.

Le surlendemain, ce moût présente un peu de levûre V; il est semé dans deux nouveaux tubes : cette fois il se développe surtout la levûre V, et encore un peu de *S. apiculatus*.

Le quatrième jour, le moût de la cuve fermente activement; au microscope je n'y vois pas du tout de levûre apiculé, j'y trouve surtout de la levûre V, quelques cellules qui paraissent être du *Mycoderma vini*, et je crois reconnaître, tout à fait exceptionnellement, le *S. Wurtzii*. Ce moût, semé dans deux tubes, a donné un développement de levûre V paraissant absolument pure au microscope.

Les jours suivants je ne vois plus que la levûre V.

Ainsi le raisin de la vigne portait en majorité des levûres non inversives (*S. Wurtzii* et *apiculatus*), puisque, étudiant les grains un par un, je n'y ai trouvé que celles-là; cependant deux ou trois heures après l'écrasement, le moût qui provient de ce raisin contient déjà abondamment la levûre V. Du *S. Wurtzii*, plus aucune trace : je ne l'ai plus reconnu qu'une fois, exceptionnellement, dans le moût en fermentation. Le *S. apiculatus*, d'abord en majorité, disparaît lui-même peu à peu pour laisser la prédominance à l'espèce primitivement la plus rare.

L'examen du moût en fermentation montre donc surtout l'espèce qui se multiplie le plus vite, et non celle dont il a reçu le plus de germes.

Il n'y a, par conséquent, aucune contradiction à appeler les levûres utiles des levûres rares, quoiqu'elles se rencontrent dans tous les moûts qui fermentent spontanément. Je n'en ai trouvé les germes ni sur les fruits, ni sur les fleurs; mais elle existe certainement sur quelques fruits, et, par ana-

logie avec les levûres XVIII et XIX, je puis croire qu'elle doit exister aussi sur quelques fleurs.

Les résultats de ces recherches mènent à une conception simple de l'ensemble des procédés qui sont employés dans la nature pour la conservation des ferments alcooliques. En automne, la levûre est surtout sur les fruits mûrs entamés ; elle s'y multiplie rapidement. Après la saison des fruits, elle se conserve en partie sur les débris de fruits qui subsistent, d'après les expériences de M. Pasteur et de M. Chamberland (1), et, en partie, d'après celles de M. E. Hansen, dans la terre. Elle passe ainsi les mois froids. Dès le commencement du printemps et même plus tôt, les germes restés vivants sont portés par les insectes sur les fleurs : là ils peuvent se rajeunir et se multiplier dans une certaine mesure. Pendant tout l'été, ils se trouvent cultivés de fleur en fleur, grâce à l'ensemencement pratiqué sans cesse par les insectes. Puis ils sont transportés sur les fruits par le même moyen. Nous revenons ainsi au point de départ, à l'époque de la maturité des fruits : le cycle est fermé.

Cette conception est justifiée par l'expérience en ce qui concerne plusieurs espèces de levûre, malheureusement les moins intéressantes au point de vue des applications. Par analogie, je l'étends aux espèces qui produisent les fermentations naturelles utilisées par l'homme, espèces qui ne devraient leur prédominance dans les moûts de fruit qu'à une plus grande puissance de prolifération dans ces milieux.

Je ne présente cette explication que comme une hypothèse ; s'il y avait à la rejeter, les faits acquis dans ce travail n'en subsisteraient pas moins.

(1) *Loc. cit.*, p. 785.

EXPLICATION DES FIGURES

Planche 13.

Fig. 1. Levain de pain : grains d'amidon, bâtonnets de *Bacillus* et cellules de *Saccharomyces* (?)
Fig. 2. Organisme non ferment, trouvé dans le levain de pain.
Fig. 3. Levûre I (*Saccharomyces cerevisiæ*), cellules jeunes.
Fig. 4. Levûre I, cellules vieilles superficielles.
Fig. 5. Levûre II, cellules jeunes.
Fig. 6. Levûre II, cellules plus âgées.
Fig. 7. Levûre II, cellules vieilles superficielles.
Fig. 8. Levûre III, cellules jeunes.
Fig. 9. Levûre III, cellules plus âgées (3 semaines après l'ensemencement).
Fig. 10. Levûre III, cellules vieilles superficielles.
Fig. 11. Levûre IV, cellules jeunes.
Fig. 12. Levûre IV, cellules vieilles superficielles.
Fig. 13. Levûre V (*S. ellipsoideus*), cellules jeunes.

Planche 14.

Fig. 14 et 15. Levûre V, cellules vieilles superficielles.
Fig. 16 et 16 *bis*. Levûre VI, cellules jeunes.
Fig. 17. Levûre VI, cellules vieilles superficielles.
Fig. 18. Levûre VII (*S. conglomeratus*), cellules jeunes.
Fig. 19. Levûre VII, cellules vieilles superficielles.
Fig. 20. Levûre VIII, cellules jeunes.
Fig. 21. Levûre VIII, cellules plus âgées, du voile.
Fig. 22. Levûre VIII, cellules vieilles superficielles.
Fig. 23. Levûre IX, cellules jeunes.
Fig. 24. Levûre IX, cellules vieilles superficielles.
Fig. 25. Levûre X, cellules jeunes.
Fig. 26. Levûre X, cellules vieilles superficielles.

Planche 15.

Fig. 27. Levûre XI, cellules jeunes.
Fig. 28. Levûre XI, cellules vieilles superficielles.
Fig. 29. Levûre XII (*S. minor*), cellules jeunes, culture en milieu peu acide.
Fig. 30. Levûre XII, cellules jeunes, culture en milieu très acide.
Fig. 31. Levûre XII, cellules vieilles superficielles.
Fig. 32. Levûre XIII (*S. cirratus*), cellules jeunes.
Fig. 33. Levûre XIII, cellules vieilles superficielles.
Fig. 34. Levûre XIV (*S. pseudo-mycoderma*), cellules jeunes.

PLANCHE 16.

Fig. 35. Levûre XIV, cellules vieilles superficielles.
Fig. 36. Levûre XV, cellules jeunes.
Fig. 37. Levûre XV, cellules vieilles superficielles.
Fig. 38. Levûre XVI (*S. apiculatus*), cellules jeunes.
Fig. 39. Levûre XVI, cellules vieilles superficielles.
Fig. 40. Levûre XVII (*S. Rouxi*), cellules jeunes.
Fig. 41. Levûre XVII, cellules vielles superficielles.
Fig. 42. Levûre XVIII (*S. Würtzii*), cellules jeunes.
Fig. 43. Levûre XVIII, cellules vieilles superficielles.
Fig. 44, 45 et 46, variétés de levûre XVIII, cellules jeunes.
Fig. 47. Levûre XIX, cellules jeunes.
Fig. 48. Levûre XIX, cellules vieilles superficielles.

RECHERCHES

SUR LA

RESPIRATION ET LA TRANSPIRATION

DES CHAMPIGNONS

Par MM. Gaston BONNIER et Louis MANGIN.

Nous nous sommes proposé d'examiner les échanges gazeux qui se produisent entre une plante sans chlorophylle et le milieu extérieur et nous avons d'abord choisi les Champignons comme sujet d'études. Dans ce premier mémoire, nous donnons les résultats de nos recherches sur la respiration et la transpiration de ces végétaux.

PREMIÈRE PARTIE

RESPIRATION

I. — APERÇU HISTORIQUE

L'étude de la respiration des végétaux, c'est-à-dire de l'absorption d'oxygène et de l'émission d'acide carbonique, a été entravée au début par l'importance qu'on a naturellement attachée à la découverte de l'action chlorophyllienne. On avait d'abord confondu tous les échanges gazeux qui se produisent entre la plante (avec ou sans chlorophylle) et le milieu (éclairé ou obscur), sous le nom général de respiration. Depuis que la distinction entre les deux phénomènes a été établie, on a relativement négligé l'étude de la respiration proprement

dite pour porter les investigations nouvelles vers l'assimilation du carbone par la chlorophylle.

Nous parlerons d'abord des auteurs qui ont signalé le phénomène de la respiration chez les plantes et qui ont montré sa généralité dans toutes les circonstances. Nous signalerons ensuite les principaux travaux relatifs à l'influence de la température, de la pression et de la lumière sur la respiration, ainsi que ceux qui concernent l'étude du rapport relatif des gaz absorbés ou exhalés. Enfin nous terminerons par un aperçu historique spécial sur la respiration des Champignons.

1° *Étude générale de la respiration.* — Scheele paraît avoir le premier constaté que, chez les végétaux, il se produit une absorption d'oxygène et un dégagement d'acide carbonique (1). Ingen-Housz a étudié ce phénomène en même temps que l'assimilation du carbone (2), et, plus tard, le dégagement d'acide carbonique par les graines en germination a été signalé par Huber (3); mais c'est surtout de Saussure (4) qui a publié les premiers travaux importants sur la respiration des plantes. De Saussure a étudié, dans de nombreuses expériences, les échanges de gaz qui se produisent entre la plante et le milieu extérieur, soit pour des branches ou des feuilles maintenues à l'obscurité, soit pour des graines à divers états de germination, des fleurs ou des fruits, et toujours il a constaté l'absorption d'oxygène et l'émission d'acide carbonique.

Les expériences sur la respiration du Blé germant sont devenues classiques et ont fait souvent assimiler complètement la respiration des graines à la respiration de l'homme. Dans le Blé, en effet, d'après de Saussure, le volume de gaz oxygène absorbé et le volume d'acide carbonique émis sont égaux entre eux. Meyen (5) a reproduit des expériences analogues

(1) Voy. Bergmann, *Chemische Abhandlung*, p. 25, 1777.

(2) *Versuche mit Pflanzen*, 1786.

(3) *Mémoire sur l'influence de l'air sur la germination*, Genève, 1801.

(4) *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804. — *Ann. de chim. et de phys.*, t. XIX et XXI, 1821-1822. — *Mém. Soc. phys.*, Genève, 1833.

(5) *Pflanzenphysiologie*, t. II, p. 162, 1838.

et il a énoncé que le phénomène respiratoire est général pour toutes les parties des végétaux et pour tous les végétaux.

Dutrochet (1), le premier, a indiqué que la respiration se produit même à la lumière. C'est aussi ce qu'a signalé Mohl (2) et ce qui a été établi définitivement par les travaux classiques de M. Garreau (3) qui par ses élégantes démonstrations expérimentales, a fait nettement saisir l'indépendance de ces deux phénomènes si souvent confondus sous le nom peu clair de respiration végétale.

Après la publication des importants mémoires de ce physiologiste, la respiration du protoplasma (soit animal, soit végétal), éclairé ou obscur, apparaît comme une propriété essentielle, comme un caractère général de la substance vivante.

Le phénomène chlorophyllien qui produit l'action contraire a été ainsi séparé de l'autre échange gazeux sous le nom d'action chlorophyllienne, comme un phénomène de nutrition spécial, localisé dans les parties vertes des végétaux et ne se produisant que sous l'influence de la lumière.

Nous ne pouvons ici que citer les noms des auteurs qui ont vérifié la généralité du phénomène respiratoire, soit dans l'étude de la respiration des racines (MM. Knop (4), Saikewicz (5), Vesque (6)), des tubercules (MM. Nobbe (7), Heintz (8) Van Tieghem et G. Bonnier (9), etc.), des plantes parasites sans chlorophylle, telles que les Orobanches (Lory (10)) ou les *Monotropa* (Drude (11)), des graines germant

(1) *Mémoires*, p. 169 et 185, Bruxelles, 1837.
(2) *Grundzüge der Anatomie and Physiologie*, p. 86, 1851.
(3) *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. XV, p. 5, 1850. — *Ibid.*, t. XVI, p. 271, 1851
(4) *Ann. d. Chem. und Pharm.*, t. CXXIX, p. 287, 1864.
(5) *Bot. Jahresb.*, 1877, p. 723.
(6) *Ann. sc. nat.*, 6e série, t. IV, 1877.
(7) *Versuchstat.*, 1865, t. VII, p. 451.
(8) *Bot. Jahresb.*, 1873, p. 358.
(9) *Bull. Soc. bot. de France*, 12 mars 1880, p. 83.
(10) *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. VIII, p. 161, 1847.
(11) *Biologie von* Monotropa, 1873, p. 57.

(Wiesner (1), Sachser (2), Bœhm (3), Dehérain et Landrin (4), Detmer (5), Godlewski (6), etc.), soit encore dans l'étude des bourgeons, des fleurs ou des fruits (Askenasy (7), Borodine (8), Frémy (9), Cahours (10), etc.). Enfin, nous terminons ce trop rapide aperçu des travaux publiés sur la respiration en rappelant les importantes expériences de M. Boussingault (11), où l'analyse élémentaire est venue confirmer d'une manière précise les résultats obtenus par les méthodes gazométriques.

En résumé, la définition même de la *respiration* ainsi que la généralité de ce phénomène pour tous les tissus résultent de l'ensemble des recherches que nous venons d'énumérer : la respiration est l'absorption d'oxygène accompagnée d'un dégagement d'acide carbonique.

2° *Influence de la température*. — L'accroissement de la respiration avec la température a été constaté par de Saussure et par Garreau, mais ils n'avaient pas observé régulièrement la marche du phénomène aux températures successives. C'est M. Félix de Fauconpret (12) qui a fait pour la première fois une étude attentive et suivie de la respiration des plantes, à ce point de vue.

En employant un appareil à renouvellement d'air continu, et en étudiant, à l'obscurité, la respiration de branches ou de

(1) *Sitzb. d. Wien. Akad.*, t. LXIV, Abth. I, p. 415, 1872.

(2) *Keimung von* Pisum sativum, 1872, p. 30.

(3) *Sitzb. d. Wien. Akad.*, t. LXVIII.

(4) *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. XIX, p. 358.

(5) *Keimung d. ölhab. Samen*, p. 85, 1875, et *Vergleich. Physiol. der Keimungs Processes*, p. 261, 1880.

(6) *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenathmung.—Jahr. de Pringsheim*, t. XIII, Abth. 3.

(7) *Versuchstat.*, 1875, t. XVIII, p. 277.

(8) *Sur la respiration des plantes*, 1875, et *Bot. Jahresb.*, p. 922, 1876.

(9) *Comptes rendus*, t. LVIII, p. 656.

(10) *Id.*, t. LVIII, p. 1206, etc.

(11) *Ann. sc. nat.*, 5e série, t. I, 1864.

(12) *Recherches sur la respiration des végétaux. — Comptes rendus*, 15 février 1864, et *mss. inéd.*

plantes entières appartenant aux espèces les plus différentes, il a montré, à la suite d'expériences poursuivies pendant dix années, que la respiration augmente régulièrement avec la température. La marche du dégagement d'acide carbonique en fonction de la température peut s'exprimer par la formule empirique $Q = A + C t^2$.

M. de Fauconpret a constaté aussi que, chez plusieurs espèces, il y a encore une activité respiratoire à zéro et même à des températures inférieures.

M. Rischavi (1) a obtenu pour les plantes en germination les mêmes résultats que les précédents. M. Pedersen (2) en étudiant aussi des germinations, M. Askenasy (3) en opérant sur les bourgeons, MM. Dehérain et Moissan (4) en examinant la respiration des feuilles de *Pinus Pinaster*, ont aussi vérifié les résultats que M. de Fauconpret avait trouvés au-dessous de zéro.

MM. Wolkoff et Mayer (5), dans un important mémoire sur la respiration, ont constaté l'augmentation régulière de l'intensité respiratoire avec la température, en mesurant l'absorption d'oxygène. Leur méthode d'expérimentation consistait à étudier des plantes ou souvent des portions de plantes dans une atmosphère confinée. Les plantes étaient en présence d'une dissolution de soude caustique qui absorbait l'acide carbonique à mesure qu'il se produisait. La différence de pression produite par l'absorption d'oxygène, l'acide carbonique étant éliminé par la soude, indiquait la quantité d'oxygène absorbée.

Pour la plupart des végétaux étudiés par les différents expérimentateurs que nous venons de citer, la courbe d'accroissement de l'intensité respiratoire avec la température a une

(1) *Bot. Jahresb.*, 1877, p. 781.

(2) *Comptes rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg*, Copenhague, 1878, p. 26.

(3) *Loc. cit.*

(4) *Ann. sc. nat.*, 1874, 5e série, t. XIX, p. 329.

(5) *Landwirthschaftl. Jahrb.*, 1874, t. III, p. 481. Voy. aussi Mayer, *Versuchstat*, 1876, t. XIX, p. 340.

forme parabolique, mais s'écartant fort peu d'une ligne droite. Aussi s'est-on demandé s'il n'y avait aucune température *optimum* pour la fonction respiratoire. Comme MM. Wolkoff et Mayer ainsi que M. Rischavi signalent un abaissement léger de la courbe avant la température qui tue la plante, on a pu supposer que cet *optimum*, s'il existait, serait très voisin de la température maxima où la plante vit encore (1). Mais il est à remarquer que les auteurs que nous venons de citer signalent déjà une altération dans les tissus du végétal soumis à l'expérience, pour la période qui correspond au moment où la courbe s'abaisse (2).

MM. Dehérain et Moissan (3), et aussi M. Moissan dans un mémoire ultérieur (4), ont également vérifié l'accroissement de la respiration par la température. Ils ont, en outre, énoncé cette loi que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ de l'acide carbonique émis à l'oxygène absorbé est variable avec la température. Il serait plus petit que l'unité pour les températures basses et plus grand, au contraire, pour les températures élevées. Mais on peut faire remarquer (voy. plus loin, page 247) qu'en prolongeant pendant trop longtemps le séjour des plantes dans l'air confiné, on n'étudie plus la respiration normale. Au bout d'un certain temps, quand presque tout l'oxygène est consommé, il se révèle le phénomène de la fermentation propre (5), et l'acide carbonique est dégagé en grande quantité sans qu'il y ait absorption d'oxygène.

Si l'on fait ensuite l'analyse des gaz, on a un résultat complexe dépendant de deux phénomènes successifs : la respiration normale et la fermentation propre. On trouve alors

(1) Voy. Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, I, p. 375.

(2) Wolkoff et Mayer, *loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

(4) *Sur les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis dans la respiration végétale* (*Ann. sc. nat.*, 6e série).

(5) Ce phénomène de résistance à l'asphyxie a été étudié avec soin par MM. Lechartier et Bellamy (*C. R.*, 1869, p. 466), par M. Pasteur (*Etudes sur la bière*, 1876, p. 26) Voy. aussi : de Lúca (*Ann. sc. nat.*, 1878, 6e série, t. VI, p. 202).

beaucoup plus d'acide carbonique émis qu'il n'y en aurait dans la respiration normale, et la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ se trouve modifiée par la prolongation de l'expérience. Or, comme le temps que dure la respiration normale dans l'air confiné est d'autant plus petit que la température est plus élevée, on conçoit qu'on ait souvent pu trouver pour $\frac{CO^2}{O}$ une valeur trop grande en augmentant la température de l'air confiné. C'est, en effet, ce qui semble résulter des tableaux d'expériences, pour un certain nombre de cas cités dans ces mémoires. Ainsi, dans le travail de MM. Dehérain et Moissan, le tableau 5 contient quinze expériences sur vingt-six pour lesquelles tout l'oxygène de l'atmosphère avait été consommé (1), c'est-à-dire pour lesquelles la respiration normale avait été très altérée.

3° *Influence de la pression.* — M. Paul Bert (2) a étudié, comme l'on sait, l'influence de la pression de l'oxygène sur la respiration des végétaux. Au-dessous d'une certaine valeur, l'intensité du phénomène respiratoire se trouve diminuée. M. Godlewski (3), en opérant sur les graines germant, a fait voir que, dans des limites très étendues, lorsqu'il reste encore une quantité notable d'oxygène, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est indépendant de la pression.

4° *Influence de la lumière.* — Aucune recherche complète donnant des résultats bien nets n'a été entreprise au sujet de l'influence de la lumière sur la respiration.

M. Morot (4) a trouvé, pour les plantes étiolées, que la lumière directe du soleil et la lumière diffuse produisaient un dégagement d'acide carbonique plutôt un peu plus intense qu'à l'obscurité, mais la température ne semble pas avoir été

(1) *Loc. cit.*, p. 342.
(2) *La pression barométrique*.
(3) *Loc. cit.*
(4) *Ann. sc. nat.*, 3e série, 1850, t. III, p. 206.

maintenue rigoureusement constante dans ces expériences faites, d'ailleurs, à un autre point de vue. MM. Wolkoff et Mayer (1) n'ont pas réussi à mettre en évidence une influence de la lumière sur la respiration et les résultats des expériences de M. Cahours (2) ou de M. Drude (3) sur cette question ne sont pas très positifs. M. Borodine, qui a constaté que dans l'obscurité au bout d'un temps *prolongé* (4) les branches avaient une respiration moins intense, suppose que cela tient à ce que l'activité vitale générale de la plante s'est trouvée ralentie par l'absence de lumière. Enfin M. Pauchon (5) a publié un travail relatif à l'influence de la lumière sur la respiration des graines où sont consignées des expériences, parmi lesquelles l'auteur en cite un certain nombre comme douteuses ou contradictoires. Il en conclut cependant que la lumière favorise la respiration. Mais dans ces expériences, la température est loin d'avoir été maintenue constante et la disposition même de l'appareil rend les résultats peu précis.

En résumé, on n'est arrivé à aucune conclusion générale, rigoureusement démontrée, au sujet de l'influence de la lumière.

5° *Étude du rapport* $\frac{CO^2}{O}$. — Ainsi que l'a si justement fait remarquer M. Paul Bert (6), l'étude du rapport $\frac{CO^2}{O}$ et de ses valeurs dans certaines circonstances, formation ou destruction de réserves, etc., n'intéresse pas seulement la respiration, mais aussi la nutrition même des tissus.

De Saussure (7), en étudiant la respiration de plusieurs espèces de plantes très différentes (*Quercus*, *Æsculus*, *Robinia*,

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*
(4) *Botan. Jahresb.*, 1876, p. 920.
(5) *Recherches sur le rôle de la lumière dans la germination*, 1880.
(6) *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration*, 1870, p. 499.
(7) *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 61.

Sedum reflexum, etc.), a trouvé que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ était plus petit que l'unité. C'est aussi ce qu'il a observé pour un certain nombre de graines germant (*Vicia Faba*, etc.) (1), ainsi que l'ont vérifié MM. Oudemanns et Rauwenhoff (2) et d'autres auteurs.

M. Godlewski (3), dans un récent et important mémoire sur la respiration que nous avons déjà cité, trouve également que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est plus petit que l'unité dans la germination des graines oléagineuses. Il a aussi étudié la valeur de ce rapport pendant la formation de ces réserves, c'est-à-dire au moment de la maturation des mêmes graines oléagineuses (Ricin, Pavot, etc.); il a trouvé alors que $\frac{CO^2}{O}$ est plus grand que l'unité (4).

D'autres valeurs de $\frac{CO^2}{O}$ ont été déterminées dans plusieurs circonstances par divers physiologistes : M. Detmer (5) en a fait une étude détaillée par deux méthodes différentes et l'a trouvé souvent plus petit que l'unité. M. Boussingault (6) l'a déterminé comme égal à 1 dans plusieurs circonstances, en employant la méthode de l'analyse élémentaire. D'autres expériences faites par cette même méthode d'analyse ont vérifié les résultats donnés par la méthode gazométrique, montrant le rapport $\frac{CO^2}{O}$ comme plus petit que l'unité dans beaucoup de cas (Fleury (7), Laskowsky (8), Dehérain et Landrin (9), etc.).

(1) *Mém. Soc. de phys. de Genève*, 1833.

(2) *Linnæa*, t. XIV, 2e livraison, 1859, p. 213-232.

(3) *Loc. cit.*

(4) Des valeurs différentes du rapport $\frac{CO^2}{O}$ pour la respiration chez les animaux ont été aussi trouvées dans des circonstances physiologiques différentes. C'est ainsi que Sczelkow l'a trouvé notablement plus petit chez un animal dont les membres sont mis en contraction tétanique et que MM. Regnault et Reiseit ont signalé $\frac{CO^2}{O}$ comme plus petit que l'unité, chez les mammifères, pendant l'hibernation.

(5) *Loc. cit.*, p. 70.

(6) *Loc. cit.*

(7) *Ann. de chim. et de phys.*, 1865, 5e série, t. IV. p. 47.

(8) *Versuchstat*, 1874, t. XVII, p. 235.

(9) *Ann. sc. nat.*, 1874, 5e série, t. XIX, p. 364.

On comprend de quelle importance serait une étude générale de ce rapport et de la comparaison de ses valeurs dans les divers actes physiologiques, car tantôt la respiration apparaît comme une assimilation d'oxygène, tantôt comme une élimination de carbone.

Respiration des Champignons. — Après avoir passé en revue les principales recherches qui ont été faites sur la respiration des végétaux en général, mentionnons les quelques travaux qui ont été publiés sur la respiration des Champignons.

De Humboldt (1) a le premier donné quelques indications sur la respiration des Champignons. Il a fait remarquer que des Agarics, au soleil ou à l'obscurité, donnaient dans une atmosphère close, au bout d'un certain temps, un dégagement d'hydrogène. De Saussure (2) a constaté, pour plusieurs espèces de Champignons, l'absorption régulière d'oxygène et l'émission corrélative d'acide carbonique.

Le dégagement d'hydrogène, signalé pour la première fois par de Humboldt pour des Champignons placés dans l'air, a été observé pour des Champignons immergés (*Sphæria* et *Peziza*) par de Candolle (3) ; mais ici, il s'agissait évidemment d'une attaque des tissus, à l'abri de l'oxygène, par le *Bacillus Amylobacter*, avec production d'acide carbonique et d'hydrogène par la fermentation butyrique. Ce fait est facile à constater expérimentalement.

Grischow (4), en opérant sur l'*Amanita muscaria* et l'*Agaricus rosaceus*, a constaté pour la respiration du premier une diminution du volume gazeux (c'est-à-dire que le rapport $\frac{CO^2}{O}$

(1) *Flora fribergensis*, 1793, et aussi *Aphorismen an. d. chem. phys. d. Pflantzen*, 1794, p. 122.

(2) *Loc. cit.*, 1804.

(3) *Flore française*, t. II.

(4) *Physikalisch-chemische Untersuchugen über die Athmungen des Gewächse*, 1819, p. 161.

était plus petit que 1). Pour les deux espèces citées il a trouvé à la fin de l'expérience un peu d'hydrogène.

Les expériences de Marcet (1) sur la respiration des Champignons sont plus nombreuses que les précédentes ; mais elles ont fourni des résultats assez variables, ce qui tient aux conditions différentes dans lesquelles cet observateur s'est placé.

En mettant les Champignons sous l'eau, il a trouvé naturellement un dégagement d'hydrogène au bout d'un certain temps, et le premier, il énonça que ce fait tient à une décomposition accidentelle (nous venons de voir que c'est en effet la fermentation butyrique).

Dans les expériences de Marcet faites en plaçant les Champignons dans l'air normal et lorsque le temps n'était pas trop prolongé, ou constatait l'absorption d'oxygène, l'émission d'acide carbonique et l'on ne trouvait aucun dégagement d'hydrogène. Quant au dégagement ou à l'absorption d'azote, les résultats sont également très variables dans ces expériences. Ajoutons que la respiration a été étudiée aussi pour divers Champignons par M. Garreau (2).

Les circonstances dans lesquelles se produit l'hydrogène ont été mises en évidence et complètement déterminées dans le très remarquable travail de M. Müntz sur la physiologie des Champignons (3). M. Müntz a démontré que, dans la respiration normale, les Champignons n'exhalent jamais d'hydrogène. C'est seulement lorsque, en vase clos, toute trace d'oxygène a disparu que les Champignons (et uniquement ceux qui renferment de la mannite) dégagent à la fois de l'acide carbonique et de l'hydrogène. Il se produit alors, pour les Champignons, le phénomène de fermentation propre signalé par MM. Lechartier et Bellamy : les Champignons résistent à l'asphyxie en décomposant les matières sucrées qu'ils renferment.

(1) *Ann. de chim. et de phys.*, 2e série, t. XI, p. 318, 1829. — *Biblioth. univ. de Genève*, t. LVII, p. 393, 1834.

(2) *Loc. cit.*, 1851.

(3) *Recherches sur les fonctions des Champignons* (*Ann. de chim. et de phys.*, 1876, 5e série, t. VIII), voy. p. 67.

M. Müntz semble admettre, pour les Champignons, que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ doit être égal à l'unité, mais il ne cite aucune expérience précise à cet égard (1).

On voit, par cet aperçu historique, que la respiration des Champignons a encore été très peu étudiée. On ne sait rien de positif au sujet de l'influence qu'exercent la température, la lumière ou la pression sur ce phénomène, et l'étude même des échanges gazeux dans des conditions déterminées n'a pas été faite avec soin. Il résulte seulement des travaux que nous venons de citer que le dégagement d'hydrogène qu'on avait observé en certains cas dans la respiration des Champignons, ne se produit jamais pendant leur respiration normale.

II

MÉTHODES EMPLOYÉES. — DESCRIPTION DES APPAREILS

Dans nos recherches sur la respiration des Champignons, nous avons employé deux méthodes différentes : dans la première, les Champignons étaient placés au milieu d'une atmosphère limitée : c'est la *méthode de l'air confiné;* dans la seconde, les gaz exhalés par les Champignons étaient constamment entraînés par un courant d'air : c'est la *méthode à renouvellement d'air continu.*

1° Méthode de l'air confiné. — Cette méthode consiste à placer les plantes à étudier dans une atmosphère limitée, puis à analyser l'air au commencement et à la fin du séjour des plantes dans cet espace confiné.

On verra plus loin (page 237) la critique de cette méthode d'expérimentation et les précautions que nous avons prises pour éliminer les causes d'erreur qu'elle comporte.

(1) M. Detmer (*Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, 1883) dit également que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est égal à l'unité pour les Champignons. Il ajoute que la respiration de ces végétaux est aussi active à la lumière qu'à l'obscurité.

1. *Appareil à cloche.* — L'appareil dont nous nous sommes servi (Pl. 17, fig. 1) se compose d'une cloche à douille rodée A qui repose sur une plaque de verre également rodée *p*. La douille de cette cloche est fermée par un bouchon qui livre passage à un thermomètre *t* ainsi qu'à deux tubes *a* et *b*, qui s'y engagent chacun par leur branche verticale. L'un de ces tubes, *a*, s'arrête au niveau du bouchon, l'autre, *b*, descend jusqu'au bas de la cloche.

C'est dans cette cloche que l'on place les Champignons à étudier, et, à côté d'eux, un flacon *f* contenant de l'eau pour saturer l'atmosphère, en quantité trop faible pour introduire une erreur appréciable par la dissolution de l'acide carbonique.

On peut disposer à volonté autour de la cloche une caisse B en carton ou en bois noirci, de manière à soustraire les objets en expérience à l'action de la lumière.

Le tube *a* communique d'une part en a_1 avec un manomètre à air libre M qui permet de déterminer à chaque instant la pression intérieure, et, d'autre part, ce même tube commu- en a_2 avec une éprouvette F disposée comme un flacon laveur. Un robinet *r* permet de supprimer ou d'établir la communication de la cloche avec le flacon laveur.

Le tube *b* communique, d'une part, en b_2 avec un aspirateur S, et, d'autre part, en b_1 avec un appareil P, destiné à extraire les gaz qui ont séjourné sur les Champignons et que nous appellerons *appareil à prises*. On peut, en fermant le robinet r', supprimer la communication avec l'aspirateur S.

Cette disposition permet donc, comme on le voit, de faire passer dans la cloche un courant d'air saturé d'humidité qui circule dans le sens indiqué par les flèches, ou, en fermant les robinets *r* et r', de transformer la capacité de la cloche en un espace confiné.

L'*appareil à prises* P se compose de deux ampoules *l* et l', mises en communication l'une avec l'autre par un tube de caoutchouc qui les transforme en un vase communiquant. L'ampoule *l* est terminée par un robinet à trois voies R, et

par son intermédiaire se continue avec le tube b_1 b_2 ou avec un tube abducteur *d* dont l'extrémité est placée sous une éprouvette pleine de mercure. Les ampoules contiennent une quantité de mercure plus grande que celle qui est suffisante pour remplir l'une d'elles.

Quand le robinet à trois voies est dans la position n° 1, l'ampoule *l* communique avec la cloche, et l'on peut, en déplaçant l'ampoule *l'*, introduire en *l* l'air qui a séjourné sur les Champignons ou le refouler dans la cloche. Cette opération, plusieurs fois répétée, a l'avantage de mélanger intimement les gaz de l'atmosphère confinée, y compris ceux qui se trouvent intercalés entre les filaments des Champignons. Quand le robinet occupe la position n° 2, on peut refouler dans l'éprouvette *c* l'air qu'on vient d'extraire de l'appareil. Enfin, lorsque le robinet occupe la position n° 3, toute communication est interceptée entre l'ampoule, la cloche et le tube abducteur.

Telle est la disposition générale adoptée.

Avant d'indiquer la manière de conduire une expérience, on doit s'assurer de la fermeture hermétique de l'appareil.

Fermeture hermétique de l'appareil. — Les Champignons étant préalablement pesés, on les introduit sous la cloche après avoir enduit les bords rodés de celle-ci d'une mince couche de suif. Une légère pression exercée sur la cloche établit l'adhérence parfaite avec la plaque de verre dépolie. Pour assurer la fermeture, on enduit la base de la cloche d'une couche de cire molle puis de mastic Golaz ou de bitume de Judée. Les tubes dont se compose l'appareil sont réunis par des caoutchoucs, et ceux-ci, ainsi que le bouchon, sont enduits d'une solution bouillante de gélatine glycérinée qui, après refroidissement, forme un vernis imperméable. Les robinets de verre sont graissés avec un mélange de suif et d'essence de térébenthine.

Ces précautions indispensables prises, on s'assure que l'appareil tient en produisant dans la cloche, au moyen des ampoules *l* et *l'*, une raréfaction de l'air. On voit aussitôt le

manomètre M accuser, par la différence des niveaux, une diminution de pression. Si cette différence de niveaux reste constante pendant quelques minutes, l'appareil est hermétiquement clos et l'on peut commencer les expériences. D'ailleurs, pour être absolument certain qu'aucune fuite ne s'est produite pendant l'expérience, on peut calculer d'après le résultat des analyses et des observations barométriques quelle doit être la différence des niveaux dans les deux branches du manomètre à la fin de l'expérience, et vérifier qu'on obtient ainsi le nombre observé au cathétomètre.

Ajoutons que dans certaines séries d'expériences où il n'était pas nécessaire de se servir du manomètre, l'appareil a été légèrement simplifié de manière à obtenir pour la cloche une fermeture au mercure. Les Champignons étant placés (Pl. 20, fig. 11) sur du liège, dans la cloche C ou dans une éprouvette, celle-ci était plongée dans du mercure qui contenait un cristallisoir B et recouvert d'une légère couche d'eau.

2. *Conduite d'une expérience avec l'appareil à cloche.* — Elle comprend les opérations suivantes :

1° Lavage de l'appareil;

2° Extraction d'une partie de l'air initial et mesure du volume de l'espace confiné;

3° Extraction de l'air final.

1° *Lavage de l'appareil.* — Le lavage de l'appareil consiste à faire circuler, autour des Champignons, de l'air normal en quantité suffisante pour renouveler complètement l'atmosphère qui occupe la cloche.

On obtient ce résultat en ouvrant les robinets *r* e. , l'aspirateur S produit un courant d'air qui ne pénètre dans la cloche qu'après avoir barbotté dans le flacon laveur contenant de l'eau ; on lave ordinairement en faisant circuler dans la cloche un volume d'air égal à six ou dix fois sa capacité.

Ce lavage est absolument indispensable, car il a pour but de placer les plantes étudiées dans des conditions initiales

identiques pour les diverses expériences que l'on veut comparer.

2° *Extraction de l'air initial et mesure du volume de l'espace confiné.* — Le lavage étant terminé, on ferme les robinets r et r', et on s'assure que les niveaux du mercure dans les deux branches sont à la même hauteur, ce qui indique que l'air confiné possède la pression atmosphérique.

Puis on place le robinet R dans la position n° 1, et en abaissant l'ampoule l' on introduit en l une partie de l'air de la cloche; cet air est ensuite refoulé dans l'éprouvette c en plaçant le robinet dans la position n° 2 et en soulevant l'.

On a ainsi extrait de la cloche une portion de l'air qui s'y trouvait, et la pression intérieure a diminué. On évalue la diminution de pression en mesurant la distance verticale des niveaux du mercure dans le manomètre au moyen d'un cathétomètre.

Il ne reste plus qu'à mesurer le volume de l'espace confiné. On emploie la méthode du voluménomètre de Regnault, dont voici le principe :

Soit x le volume qu'on veut mesurer. On extrait de ce volume inconnu un volume v mesuré à la pression atmosphérique H, et on note la pression du gaz restant au moyen du manomètre : soit $h - h'$ la différence des niveaux du mercure dans le manomètre. Le volume gazeux x se trouve donc après l'extraction du volume v, à la pression $H - (h - h')$.

D'après ces données, en appliquant la loi de Mariotte, on obtient le volume inconnu par la formule suivante :

$$x = v \times \frac{H}{h - h'}.$$

Voici, comme exemple, l'une des nombreuses mesures de volume que nous avons dû faire :

La cloche renfermait 185 grammes d'Agarics à la température de 12 degrés, et la pression de l'atmosphère était alors de $779^{mm},30$.

Après l'extraction, par l'appareil à prise, d'un volume de

47^{cc},70, mesuré à 12 degrés et à la pression 779,30, la différence des niveaux du mercure dans le manomètre était de 46^{mm},25.

La capacité de la cloche, y compris celle des tubes jusqu'aux robinets, était donc :

$$x = 47,70 \times \frac{779,30}{46,25} = 804^{cc}.$$

En répétant la même opération à différents instants de la même journée, nous avons trouvé des volumes oscillant entre 797 et 804, ce qui fait, pour l'évaluation du volume total, une erreur maxima inférieure au centième de ce volume.

3° *Extraction de l'air final.* — Quand les Champignons ont séjourné dans la cloche pendant un temps suffisant, on note la pression intérieure, représentée par la pression atmosphérique diminuée de la différence des niveaux $h_1 - h_2$, du mercure dans les branches du manomètre. Cette mesure permet de constater l'importance de l'absorption gazeuse qui se produit toujours dans nos expériences. On note aussi en même temps la température de l'atmosphère de la cloche.

Puis on fait une prise d'air comme précédemment, on place le robinet R dans la position n° 1, et, en soulevant ou en abaissant un certain nombre de fois l'ampoule l', on brasse l'air de la cloche pour mélanger les gaz qui entourent les Champignons et ceux qui sont emprisonnés dans les tissus.

Ce brassage est indispensable au moment de chaque prise, aussi bien pour une prise d'air initiale que pour une prise d'air finale. Quand il est terminé, on refoule l'air qui a pénétré dans l'ampoule l sous l'éprouvette c en plaçant le robinet dans la position n° 2.

Au moment de cette prise on note d'ailleurs, comme pour la prise d'air initiale, la température intérieure et la pression, de manière à pouvoir déterminer encore le volume de l'air confiné, comme il a été dit plus haut.

Ainsi qu'on le voit, la disposition que nous avons adoptée pour nos appareils permet, d'une part, de placer les Champi-

gnons dans des conditions identiques au début de chaque expérience, et, d'autre part, d'extraire les gaz qui entourent les Champignons après avoir, par un lavage préalable, intimement mélangé ces gaz.

3. *Appareil à étuve.* — L'emploi d'une cloche pour y placer les plantes en expérience ne convient que dans les observations faites à la température ordinaire quand cette température demeure stationnaire. Lorsqu'il s'agit d'étudier la respiration à des températures variables, on doit placer le récipient dans une étuve à eau (Pl. 18, fig. 3), munie d'un thermo-régulateur *m*.

On se sert d'un manchon de verre V fermé à la partie supérieure par un bouchon disposé comme le bouchon de la douille dans la cloche précédemment décrite. La partie inférieure du manchon reste ouverte et permet d'introduire dans celui-ci un poids connu de Champignons. Ces plantes sont supportées par un petit diaphragme en liège et placé à 2 ou 3 centimètres du bord inférieur du manchon. On ferme l'appareil en plongeant la partie inférieure du manchon dans une soucoupe *s* qui contient, à l'état de fusion, du mastic Golaz.

Au bout de quelque temps le mastic, en se solidifiant, ferme hermétiquement le manchon. On place alors le tout dans l'étuve, et les tubes sont agencés comme dans l'appareil général précédemment décrit.

4. *Analyse des gaz.* — Nous avons employé, pour l'analyse des gaz, la méthode volumétrique, seule applicable pour le procédé des prises d'air dans l'atmosphère confinée. Le volume initial étant déterminé, on introduit de la potasse pour absorber l'acide carbonique et l'on ajoute ensuite de l'acide pyrogallique pour absorber l'oxygène. Les lectures successives faites sur la cuve à mercure donnaient, après l'action de la potasse, l'absorption due à l'acide carbonique ; après l'acide pyrogallique l'absorption due à l'oxygène. L'azote a été déterminé par différence.

1° *Emploi des éprouvettes graduées.* — Nous avons employé d'abord des éprouvettes de 50 centimètres cubes graduées au dixième de centimètre cube. Les lectures étaient faites sur la cuve à mercure et toujours à la même température et à la même pression.

Nous avons négligé les corrections dues à la présence sur le mercure d'une colonne d'eau, de potasse ou d'acide pyrogallique; cette colonne de liquide, qui ne dépassait pas 1 centimètre, introduisait une erreur maxima de $\frac{1}{150}$ dans l'évaluation du volume total, erreur inférieure à celle qui était due au mode de graduation des éprouvettes, et par conséquent négligeable.

L'emploi de ce procédé d'analyse offre plusieurs inconvénients : il exige d'abord, pour donner quelque précision, un volume gazeux assez considérable (50 centimètres cubes au moins). En outre, la totalité de la prise des gaz de l'atmosphère confinée est analysée en une seule fois, et l'on n'a aucun moyen de contrôler les analyses.

2° *Appareil à analyses.* — Pour remédier à ces inconvénients, nous nous sommes servi d'un appareil à analyse qui rappelle celui qu'a imaginé M. Leclerc, dont la description a été envoyée à l'Académie des sciences.

Nous avons apporté d'importantes modifications à cet appareil, dans le but de supprimer les causes d'erreur dues aux variations de pression et pour rendre les manipulations plus faciles.

Tel que nous l'avons installé, l'appareil à analyse (Pl. 17, fig. 2) se compose d'abord d'un premier tube *ab* horizontal, capillaire, ou *tube mesureur*, qui possède un diamètre intérieur maximum de 1 millimètre : ce tube est partagé en divisions d'égal volume, et sur une longueur de 80 centimètres environ, il comprend 800 divisions; puis d'un second tube *cd* également horizontal, mais de diamètre un peu plus grand que le tube mesureur, qui forme le *tube à absorption* dans lequel on introduit les réactifs.

Entre ces deux tubes se trouve un robinet à trois voies R,

dont la branche verticale t vient se terminer au milieu d'une cuvette k contenant du mercure.

Les deux tubes, *mesureur* et à *absorption*, sont terminés du côté opposé au robinet par deux petites ampoules $f\, f'$ et par l'intermédiaire de tubes en caoutchouc, ils communiquent chacun avec une allonge l ou l'. Ces allonges sont mobiles le long d'un support, dans le sens vertical, et celle l' qui est adaptée au tube *mesureur* est munie d'une po nte p destinée à maintenir la pression constante pendant la durée des mesures.

1° *Fonctionnement de l'appareil*. — L'appareil étant rempli de mercure et le robinet à trois voies étant fermé dans la position n° 3, on place une petite éprouvette contenant le gaz à analyser sur la cuvette k, de façon que le tube abducteur t plonge dans l'atmosphère de l'éprouvette. On place alors le robinet dans la position n° 1 et l'on abaisse l'allonge l. Une partie de l'air contenu dans l'éprouvette est ainsi introduite dans le tube à absorption.

On met alors le robinet dans la position n° 2, et, en déplaçant convenablement l'allonge l, l'air que contient le tube à absorption est chassé dans le tube mesureur. On s'arrange, par quelques tâtonnements, de manière que la colonne d'air emprisonnée entre deux colonnes de mercure ne dépasse pas la longueur du tube calibré. Nous employons habituellement une colonne d'air occupant six à sept cents divisions de ce tube.

On abaisse alors la pointe jusqu'au contact du mercure, puis on lit le nombre de divisions occupées par la colonne gazeuse, le robinet étant fermé pendant cette partie de l'opération. Le volume initial est ainsi obtenu. Laissant le gaz dans le tube mesureur, il faut introduire de la potasse dans le tube à absorption. Pour cela, on engage sur le tube t de la cuvette, en k', un réservoir m contenant une solution concentrée de potasse. Ce réservoir est terminé à sa partie inférieure par un tube de caoutchouc qui est fermé au moyen d'une pince de Mohr.

On place le robinet dans la position n° 1 et on abaisse l'ampoule l; il suffit de desserrer la pince pour introduire dans le tube à absorption la solution de potasse. On chasse ensuite cette solution dans le réservoir m, et l'on place le robinet dans la position n° 2 lorsque l'appareil est de nouveau rempli de mercure.

En déplaçant convenablement l'ampoule l, tout le gaz laissé dans le tube mesureur passe dans le tube à absorption ; là, sous l'influence de la potasse qui mouille les parois, l'acide carbonique est absorbé. On refoule alors le gaz dans le tube mesureur, on ferme le robinet, et, après avoir placé le niveau du mercure dans l'allonge l', à la hauteur de la pointe p, on lit le volume gazeux. Deux lectures suffisent pour évaluer l'absorption due à l'acide carbonique.

Il ne reste plus qu'à évaluer le volume de l'oxygène. Pour cela on introduit dans le tube à absorption une solution d'acide pyrogallique et de potasse, en opérant exactement comme pour la potasse seule, et on détermine l'absorption d'oxygène en transportant le gaz absorbant dans le tube à absorption. Une dernière lecture permet de mesurer l'oxygène absorbé et l'azote restant.

Voici, à titre d'exemple, l'une des analyses d'air que nous avons faites pour essayer l'appareil :

Volume initial.

1re lecture	627,5 — 221,5 = 406,0 div.
2e lecture	459,0 — 53,0 = 406,0 div.

Volume après l'action du pyrogallate de potasse.

1re lecture	539,5 — 218,0 = 321,5 div.
2e lecture	476,0 — 154,5 = 321,5 div.

L'air introduit dans l'appareil contient donc, pour un volume de quatre cent six divisions :

Azote.........	321,5
Oxygène......	84,5

Ce résultat donne pour la composition en centièmes de l'air analysé :

Oxygène = 20,82,
Azote = 79,18.

Ce résultat est suffisament précis, car on sait que la composition de l'air fixée par M. Dumas est, en volumes :

Oxygène.......	20,8
Azote	79,2

D'ailleurs une précision aussi grande n'est même pas nécessaire pour les recherches dont nous nous occupons dans ce mémoire. A ce propos, la cause d'erreur due au dégagement d'une très petite quantité d'oxyde de carbone par l'acide pyrogallique s'est toujours montrée inférieure à l'erreur maxima de nos expériences de contrôle.

Il est important de remarquer que le volume d'air analysé est à peine égal à 1/2 centimètre cube et que la durée de l'analyse ne dépasse pas quinze minutes.

2° *Précautions à prendre dans le maniement de l'appareil ; lavage à l'acide.* — Cet appareil présente, on le voit, des avantages considérables pour la précision et la rapidité des analyses ; mais son emploi exige quelques précautions, quand on a plusieurs analyses successives à faire.

En effet, après la lecture successive des volumes absorbés par la potasse et l'acide pyrogallique, les parois des tubes sont mouillées par ces réactifs, et un lavage complet est indispensable. Nous employons pour ce lavage de l'eau acidulée par l'acide sulfurique et teinte en rouge par du tournesol. Cette eau est introduite au moyen d'un réservoir *m* muni d'une pince en caoutchouc, comme pour l'introduction de la potasse. On la fait circuler dans les tubes à absorption et mesureur jusqu'au moment où la coloration rouge du tournesol persiste dans tout l'appareil.

3° *Causes d'erreur dues à la présence de la potasse dans le robinet.* — Il est important, lorsque le robinet à trois voies et les tubes sont remplis d'eau acidulée, de tourner plusieurs fois

le robinet autour de son axe pour neutraliser les traces de potasse qui pourraient rester à la surface du robinet. En négligeant cette précaution, on s'expose à lire des volumes initiaux trop petits.

4° *Causes d'erreurs dues à la présence d'acide pyrogallique.* — Le lavage à l'acide neutralise la potasse et suspend l'action absorbante de l'acide pyrogallique. Pour enlever les dernières traces de ce réactif, il faudrait un lavage prolongé à l'eau pure ou faiblement acidulée. Si ce lavage est incomplet, on commet une erreur dans le volume d'acide carbonique absorbé, parce que les traces d'acide pyrogallique qui restent, au contact de la potasse qu'on introduit après la lecture du volume initial, absorbent une petite quantité d'oxygène qui est comptée comme acide carbonique. Dans ces conditions on mesure un volume d'acide carbonique trop fort, et un volume d'oxygène trop faible.

Voici un exemple qui montre les erreurs que l'on peut commettre :

On introduit une masse d'air, dépouillée d'acide carbonique, après avoir fait une analyse qui a laissé, même après deux lavages, des traces d'acide pyrogallique.

Le volume initial est..................	715,5
Après l'action de la potasse.............	712,5
Après l'action du pyrogallate de potasse...	565,5

On trouve donc dans l'air analysé :

Acide carbonique......	3,0
Oxygène.............	145,0
Azote...............	565,5

On commet donc une erreur de $\frac{3}{715,5}$ sur l'évaluation du volume d'oxygène qui est compté comme acide carbonique.

Pour éviter cette cause d'erreur, on peut, au lieu de répéter les lavages à l'eau acidulée, faire à part les analyses d'acide carbonique et les analyses d'oxygène. On fait successivement les analyses d'acide carbonique, puis on fait ensuite les analyses d'acide pyrogallique. On peut abréger la durée des

lavages en employant un lavage à l'eau acidulée et à l'eau pure, mais on doit teindre l'acide et l'eau avec le tournesol, et ne commencer les analyses que si le liquide est uniformément rouge.

En résumé, pour faire une analyse, il faut d'abord laver une première fois à l'eau bien acidulée et rougie par le tournesol, puis laver une seconde fois à l'eau très faiblement acidulée. C'est après ces deux lavages qu'on procède comme il a été dit plus haut (1).

Nous pouvons citer un exemple des erreurs que l'on commet quand on laisse des traces de potasse dans le robinet.

Une masse d'air altéré par la respiration du mycélium d'*Agaricus melleus*, étant introduite dans l'appareil, a donné les volumes suivants quand on l'a promené dans le tube mesureur et le tube à absorption :

755
754
744
743
742
731
731
731, etc.

On constate que le volume lu diminue peu à peu par suite de l'absorption d'une partie de l'acide carbonique qu'il renfermait, et au bout d'un certain temps seulement, il devient constant.

Si l'on prend soin de neutraliser toute la potasse contenue dans le robinet, le volume initial est constant, comme le démontrent les mesures suivantes :

663,5
663,0
663,0
663,0
663,5
663,0
663,0

(1) Nous avons récemment modifié l'appareil à analyses en supprimant le robinet à trois voies, en ne nous servant que d'un seul tube capillaire et en simplifiant le lavage de l'appareil.

Nous connaissons maintenant les appareils employés et la méthode d'analyse des gaz ; il reste à faire connaître une expérience type.

5. *Marche d'une expérience : expérience du 8 février 1883. — Agaricus campestris.*

Des Agarics étant placés dans le manchon de l'appareil à étuve, on lave au moyen d'un courant d'air produit par l'aspirateur.

A neuf heures quarante-cinq minutes on ferme les robinets qui établissent le courant d'air et on procède aux opérations suivantes :

1° *Brassage de l'air du manchon au moyen de l'appareil à prises ;*

2° *Prise d'air recueillie dans une éprouvette placée sur le mercure ;*

3° *Lecture de la différence des niveaux dans le manomètre* $h-h'$;

4° *Lecture de la pression extérieure* H.

5° *Lecture de la température* t.

A onze heures quarante-cinq minutes, après deux heures de séjour à l'obscurité :

1° *On lit le manomètre avant de faire la prise ;*

2° *On brasse l'air du manchon ;*

3° *Prise d'air, lecture du manomètre après la prise :* h_1-h_2 ;

4° *Lecture de la température* t' ;

5° *Lecture de la pression atmosphérique* H'.

On procède ensuite à l'analyse des éprouvettes contenant l'air initial et l'air final. On obtient alors les données suivantes :

A. — *Air initial*...... $t = 12°,0$
— ...... $H = 756^{mm},25$
— ...... $h = 0^{mm},6°$
— ...... $h' = 30^{mm},40$.

Volume de l'espace confiné $= 1130^{cc},00$.

Composition de l'air :

Volume initial................	= 45cc,5		CO^2 = 0,0
Après la potasse..............	= 45cc,5	d'où	O = 9,3
Après le pyrogallate de potasse...	= 36cc,2		H = 36,2

B. — *Air final*........ t' = 12°,0
— .... H' = 756mm,25
— .... h_1 = 49mm,90
— .... h_2 = 106mm,24.
Volume de l'espace confiné = 1126cc,35.

Composition de l'air :

Volume initial................	= 74,70		CO^2 = 1,85
Après la potasse..............	= 72,85	d'où	O = 12,25
Après le pyrogallate de potasse.	= 60,60		Az = 60,60

D'après les données qui précèdent, le manchon qui contient les Champignons renferme au début les gaz suivants, après la première prise :

Acide carbonique....	0,00
Oxygène............	226,30
Azote..............	861,70

Après un séjour de deux heures dans ce milieu, les Champignons ont modifié l'air de la façon suivante, quand l'atmosphère est ramenée à la pression du début :

Acide carbonique................	26,00
Oxygène.........................	172,50
Azote...........................	858,52

En comparant cette composition de l'air final à celle de l'air initial, on trouve pour les gaz dégagés ou absorbés les proportions suivantes :

Acide carbonique en plus......................	26,0
Oxygène en moins..............................	54,0
Azote en moins................................	3,5

On remarquera que l'expérience montre une déperdition d'azote, mais cette déperdition est de même grandeur que les erreurs dues à la mesure des volumes.

Comme d'ailleurs l'azote est tantôt en moins tantôt en plus,

on peut admettre que, dans les conditions de la respiration normale, l'azote ne varie pas sensiblement. On trouvera, du reste, plus loin (page 261) les recherches faites au sujet de l'azote.

2° Méthode a renouvellement d'air continu. — Dans cette méthode, les Champignons sont au milieu d'une atmosphère dont la pression ne varie pas et où l'air est constamment renouvelé.

1. *Description de l'appareil.* — Les Champignons, avec leur substratum naturel, sont placés sous une cloche à douille identique à celle qui a été décrite dans l'appareil à cloche (voy. page 222), ou dans un récipient *c*, dont la température intérieure était donnée par un thermomètre sensible *t*.

L'air atmosphérique, entré par le tube *a*, est dépouillé de toute trace d'acide carbonique en traversant le flacon à potasse *p* et traverse un compteur de précision G donnant en litres ou fractions de litre le volume d'air ayant passé dans l'appareil pendant un temps donné. En même temps, l'air se sature d'eau en traversant le compteur. L'air ainsi dépouillé d'acide carbonique, saturé d'humidité et compté en volume à chaque instant, arrive aux Champignons par le tube *b*. Mêlé à l'acide carbonique exhalé par la respiration, il sort ensuite par le tube *c* qui le conduit à travers une dissolution de baryte titrée dont un volume connu a été placé dans le tube coudé TT'. Les gaz arrivent par la petite branche T, forment une suite de bulles qui cheminent et crèvent successivement dans la grande branche inclinée T' où se produit le précipité de carbonate de baryte; une ampoule placée à la suite du tube empêche les bulles de se former plus loin. Au delà, se trouvent placés des flacons témoins *f* et *f'* renfermant chacun une quantité connue de baryte titrée. L'aspirateur sert à provoquer le courant d'air constant qui traverse l'appareil.

On pouvait ainsi faire une expérience en laissant les Cham-

pignons à la lumière diffuse ou les plaçant à l'obscurité au moyen d'une enveloppe en carton noirci recouvrant le récipient *c*. Des expériences croisées, établies avec les mêmes Champignons, ont été faites de cette manière à la lumière et à l'obscurité : pour les mêmes conditions de température d'état hygrométrique, pour la même durée et pour le même volume d'air passé.

2. *Méthode d'analyse.* — Par ce procédé nous avions changé, non seulement la méthode d'expérimentation, mais aussi le procédé d'analyse : au lieu de doser l'acide carbonique par la méthode volumétrique, nous employions l'analyse par les liqueurs titrées.

La liqueur titrée de baryte était conservée à l'abri de l'acide carbonique de l'air, comme l'indique la figure 9 (Pl. 19). On connaissait le poids du carbonate de baryte précipité après une opération de la manière suivante :

Le liquide renfermé dans le tube T T′ était filtré, puis versé dans le verre *v* (Pl. 19, fig. 10) au-dessous d'une burette renfermant de l'acide chlorhydrique titré. On faisait alors couler goutte à goutte l'acide jusqu'à ce que de la teinture d'hélianthine ajoutée préalablement au liquide du verre *v* passât du jaune au rose. On avait ainsi par différence le poids d'acide carbonique produit par les Champignons.

III

EXPÉRIENCES DE CONTRÔLE. LIMITE DES ERREURS DE MESURE.

Avant de se servir pour nos recherches des appareils que nous venons de décrire, il était nécessaire de voir quels résultats donne leur emploi, lorsqu'on opère plusieurs fois de suite dans des conditions aussi identiques que possible. Les variations des mesures faites dans de semblables circonstances montrent quel est le degré de précision de la méthode, et l'écart maximum entre deux mesures successives fournit la valeur de l'erreur pour l'emploi d'un appareil.

D'autre part, il fallait chercher si des Champignons de la même espèce donnent, à poids égal, des résultats identiques dans des circonstances identiques, s'assurer de quelle manière la respiration d'un même Champignon varie avec l'âge du végétal, et, par suite, jusqu'à quel point on peut comparer deux expériences faites, avec les mêmes Champignons, à des époques successives.

Enfin, dans un grand nombre de cas, il était utile, comme nous l'avons déjà dit, d'étudier les Champignons placés sur leur substratum naturel, croissant et se développant d'une manière absolument normale. Quelle était alors l'influence du substratum sur la respiration ? C'est encore ce qu'il fallait reconnaître. En outre, ce substratum ou les Champignons en expérience eux-mêmes peuvent renfermer d'autres végétaux saprophytes ou parasites, et il était indispensable de vérifier par des expériences de contrôle que les échanges de gaz entre ces êtres et le milieu extérieur n'avaient pas d'influence sensible, ou, mieux encore, opérer dans les conditions où ces végétaux ne se développent pas.

Nous allons donc citer les expériences de contrôle faites dans les conditions identiques :

1° Avec les mêmes Champignons ;

2° Avec des poids égaux de Champignons de même espèce ;

3° Avec les mêmes individus d'âges différents ;

4° Avec et sans le substratum ;

5° Avec et sans les autres végétaux qui peuvent se développer dans l'appareil.

1° *Expériences dans des conditions identiques avec les mêmes Champignons.*

Ces essais ont été faits avec les espèces suivantes : *Agaricus campestris*, *Agaricus velutipes*, *Agaricus conchatus*, *Polyporus versicolor* et *Dædalea quercina* (1).

Les résultats sont inscrits en détail sur le tableau n° I.

(1) Voy. pour cette dernière espèce le tableau n° VII, série n° 29, page 267.

TABLEAU N° I. — EXPÉRIENCES DE CONTRÔLE DANS DES CONDITIONS IDENTIQUES POUR LES MÊMES CHAMPIGNONS.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	APPAREIL EMPLOYÉ.	ESPÈCE EN EXPÉRIENCE.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	DURÉE DE L'EXPÉRIENCE.	TEMPÉRATURE.	ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉ pour 100.	OXYGÈNE ABSORBÉ POUR 100.	VOLUME DU GAZ INITIAL.
N° 1.	Appareil à étuve (deux prises).	*Agaricus campestris.*	Obscurité...... Obscurité......	1h30 1 30	25°,0 25°,0	7,04 7,08	10,61 10,45	825cc 824
N° 2.	Appareil à manchon d'eau (deux prises).	*Agaricus campestris.*	Obscurité...... Obscurité...... Obscurité...... Obscurité......	1h » 1 » 1 » 1 »	29°,5 29°,5 29°,5 29°,5	9,0 9,5 9,4 9,0		
N° 3.	Appareil à cloche (deux prises).	*Polyporus versicolor.*	Obscurité...... Obscurité......	2h » 2 »	17°,5 17°,5	6,7 6,8		
N° 4.	Appareil à cloche (deux prises).	*Agaricus velutipes.*	Obscurité...... Obscurité......	3h » 3 »	12°,0 12°,0	3,2 3,4		
N° 5.	Appareil à cloche (deux prises).	*Agaricus conchatus.*	Obscurité...... Obscurité......	3h » 3 »	15°,0 16°,0	3,0 2,9		*Nota.* — Toutes ces expériences ont été faites dans de l'air saturé, l'hygromètre variant de 99 à 100.
N° 6.	Appareil à cloche (deux prises).	*Agaricus campestris.*	Lumière diffuse. Lumière diffuse.	2h45 2 45	17°,0 17°,0	3,7 3,5		
N° 7.	Appareil à manchon d'eau (une seule prise finale).	*Agaricus campestris.*	Obscurité...... Obscurité...... Obscurité......	1h » 1 » 1 »	27°,0 27°,0 27°,0	7,0 7,2 6,3		

On voit que les expériences faites avec l'appareil à étuve sont celles qui donnent l'erreur la moins grande, lorsqu'on a fait deux prises d'air, l'une sur l'air initial, l'autre sur l'air final.

On trouve, en effet (série n° 1), dans deux expériences successives faites avec les mêmes individus d'*Agaricus campestris*, pour le même volume d'air initial mesuré par la méthode du voluménomètre, pour la même température maintenue constante par l'étuve à régulateur, pour le même état hygrométrique, les deux expériences étant faites à l'obscurité et ayant chacune une durée de une heure et demie :

1re expérience :

Acide carbonique dégagé pour 100.	Oxygène absorbé pour 100
7,04	10,61

2e expérience :

Acide carbonique dégagé pour 100.	Oxygène absorbé pour 100.
7,03	10,45

Dans les opérations de contrôle faites avec l'appareil à cloche où les Champignons étaient en bon état de développement, en faisant une prise initiale et une prise finale, les séries 2, 3, 4, 5 et 6 montrent que l'erreur maxima ne dépasse jamais un demi-centième du volume total. Dans la série 6, la lumière diffuse se trouvait avoir tout à fait la même intensité pour les deux expériences nécessaires, mais ce n'est pas le cas ordinaire ; aussi les meilleures épreuves de contrôle sont-elles celles qui ont été maintenues à l'obscurité.

Les expériences de la série 7 (tableau n° 1) ont été faites sans première prise dans l'air initial, mais après lavage assez long. On voit que l'erreur peut atteindre presque un dixième. Elle serait même plus forte encore si le lavage initial n'était pas prolongé.

Au point de vue des analyses de gaz, nous avons vu que est en se servant de l'appareil à tube capillaire décrit plus haut, que les erreurs, pour le même gaz, sont les moins grandes.

Il résulte de cette étude de contrôle que le meilleur appareil à employer est l'appareil à étuve, avec analyses de gaz par

l'appareil à tube capillaire. Mais, dans les autres cas, connaissant les limites d'erreur, nous pouvons tenir compte de toutes les variations observées lorsqu'elles dépassent notablement l'erreur maxima de l'expérience de contrôle, et nous rejetterons toutes les autres expériences.

2° *Expériences faites avec des poids égaux de Champignons de même espèce.*

On opère souvent, en physiologie, en prenant pour des expériences comparatives, des poids égaux de la même espèce ou de mêmes tissus. Dans toutes ces comparaisons, on fait alors abstraction des caractères *individuels* et l'on suppose que deux poids égaux de tissus semblables et de même âge ont la même activité dans les mêmes conditions extérieures.

Ceci peut être vrai pour certains tissus bien déterminés, lorsque l'âge est facile à constater, mais encore faut-il le vérifier par une expérience directe avant d'adopter cette manière de procéder. Pour les Champignons, dont nous avons ici à nous occuper, il est bien difficile de prendre des poids égaux de végétaux du même âge.

L'expérience prouve qu'en cherchant à définir l'âge, soit par la rupture de la volva, soit par la dissémination des spores, chez un Agaric, on obtient, pour des poids égaux de Champignons en apparence semblables et placés dans des conditions identiques, des résultats très différents. Pour d'autres Champignons il serait encore plus difficile de trouver un point de repère qui permît de semblables comparaisons.

Le tableau n° II montre, par les séries d'expériences 8 et 9, que des poids égaux d'individus différents, aussi identiques que possible, peuvent donner, pour la respiration, des résultats trop dissemblables pour qu'on puisse employer cette méthode.

TABLEAU N° II. — DIVERSES EXPÉRIENCES D'ESSAI ET DE CONTRÔLE.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES soumises à l'expérience.	CONDITIONS EXPÉRIMENTALES.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 8.	*Agaricus campestris*........	Deux lots de poids égaux (500^{gr}) en apparence semblables.........	1^h	16°,0	2,8
			1^h	16°,0	3,9
N° 9.	*Polyporus versicolor*	Deux lots de poids égaux (600^{gr}) en apparence semblables.........	3^h	17°,5	4,1
			3^h	17°,5	4,8
N° 10.	*Agaricus campestris*........	1° 494 grammes champignons petits............	2^h	17°,5	6,0
		2° 494 grammes champignons plus grands, de même âge que les précédents..........	2^h	17°,0	5,7
N° 11.	*Agaricus campestris*........	Champignons jeunes à lames non visibles..........	1^h	17°,0	1,9
			1^h	17°,0	1,8
		Les mêmes, 4 jours après, à lames découvertes.....	1^h	17°,5	3,2
			1^h	18°,0	3,3
N° 12.	*Polyporus versicolor*.........	Polypores et bois sur lesquels ils croissent.......	3^h	16°,0	4,2
		Le même bois dont les Polypores ont été enlevés.....	3^h	16°,0	0,3
N° 13.	*Agaricus campestris*........	Agaric et fumier mycélien.......	2^h	17°,0	5,8
		Fumier avec mycélium sans les pieds d'Agarics..	2^h	17°,0	0,4

TABLEAU N° II. — DIVERSES EXPÉRIENCES D'ESSAI ET DE CONTRÔLE (*Suite*).

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCE soumise à l'expérience.	CONDITIONS.	TEMPÉRATURE.	DURÉE.	CO^2 POUR 100 dégagé.	O POUR 100 absorbé.	$\frac{CO^2}{O}$
N° 14.	*Phycomyces nitens*	Culture pure.....	19°	2h, »	3c,14	3,01	1,0
		Culture envahie par les ferments.....	18°	1h,30	3c,40	2,60	1,3

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites à l'obscurité et dans de l'air saturé d'humidités.

On pourrait essayer de noter l'âge réel des Champignons en les observant sur une culture. C'est ce qui a été fait pour le hampignon de couche qu'on a cultivé en cave ; de jeunes pieds, au moment de leur formation sur le mycélium, ont été notés avec soin. Tous étant arrivés à un certain développement, nous en avons fait deux lots de poids égaux :

Ceux du premier lot avaient, en moyenne, des chapeaux de 4 centimètres de diamètre et étaient élevés de 6 centimètres. Leur poids était de 494 grammes.

Ceux du second lot avaient en moyenne des chapeaux de 6 centimètres 5 de diamètre et étaient un peu plus élevés que les précédents ; ils pesaient également 494 grammes.

On voit par le tableau n° II, série 10, que les Champignons du premier lot ont respiré plus fortement que les seconds, dans les mêmes conditions. On ne peut donc comparer entre eux ni des poids égaux de Champignons en apparence semblables, ni des poids égaux de Champignons de même âge réel.

C'est pour cela que nous avons établi toutes nos expériences *en opérant toujours, pour les comparaisons à faire, sur les mêmes individus, successivement.*

Il reste à s'assurer jusqu'à quelle limite de temps on peut opérer successivement avec les mêmes Champignons en voie de développement, car l'intensité de la respiration varie avec le temps, c'est-à-dire avec l'âge du même Champignon.

3° *Expériences faites avec les mêmes individus d'âges différents.*

En opérant avec les mêmes individus, pendant la même journée, on a pu voir par les résultats du tableau n° I qu'on obtenait sensiblement les mêmes résultats, lorsque les conditions extérieures ne varient pas.

Il ne faut pas prolonger ces expériences successives au delà d'une certaine limite. Les expériences de la série 11, faites sur le même groupe de Champignons de couche, se développant normalement sur leur substratum, à quatre jours de distance, montrent, en effet, quelle différence énorme on observe pour l'intensité de l'exhalaison d'acide carbonique. Il est à remarquer que dans les premières expériences, les Champignons jeunes n'avaient pas encore leurs lames ouvertes, tandis que dans les secondes ils s'étaient beaucoup développés et étalaient, après cet intervalle de quatre jours, leurs chapeaux montrant leurs lames à découvert.

Il résulte de ces mesures *qu'il ne faut comparer les mêmes individus que dans une même journée et en croisant toujours les expériences.*

4° *Expériences de contrôle relatives au substratum des Champignons.*

Nous avons dit que dans un très grand nombre d'expériences, les Champignons étaient étudiés en voie de développement sur leur substratum normal. Il y a lieu de rechercher si entre ce subtratum et l'air qui l'entoure, il ne se produit aucun échange gazeux, indépendamment de la respiration du Champignon qui y croît.

Pour les Champignons qui se développent sur le bois (*Polyporus*, *Dædalea*, *Agaricus melleus*, etc.), il est facile de s'en procurer des échantillons assez purs, envahissant seuls le bois qui leur sert de nourriture.

D'ailleurs, au sujet de ces Champignons, des expériences de contrôle ont été faites de la manière suivante. Après une expérience faite sur du bois portant des Polypores, par

exemple, on a enlevé complètement au couteau tous les Champignons, et avec ce bois dépouillé de Champignons, l'opération a été reprise pendant le même temps, dans les mêmes conditions. Le bois couvert de Polypores avait donné 4,2 pour 100 d'acide carbonique dégagé ; sans Polypores, il ne donne plus que 0,3 pour 100 d'acide carbonique (1). On comprend, du reste, qu'il peut y avoir encore un faible dégagement d'acide carbonique, par le mycélium qui demeurait dans le bois. Une branche morte, analogue à celle où étaient les Polypores mais n'en portant pas, n'a révélé pendant le même temps aucun échange de gaz appréciable.

Des vérifications semblables ont été opérées pour le Champignon de couche naissant sur le fumier. On pourrait croire, au premier abord, que ce substratum va être ici une importante cause d'erreur. Lorsque la culture est en bonne voie et que les Agarics ont bien pris sur toute la meule cette erreur est inappréciable. Le fumier tout entier envahi par le mycélium du Champignon de couche ne contient que très peu d'impuretés susceptibles de troubler le phénomène des échanges gazeux. C'est ce que prouvent les expériences de contrôle de la série 13 (tableau n° II, p. 242). Le substratum seul après l'enlèvement des pieds d'Agaric ne fournit qu'une quantité d'acide carbonique inférieure à l'erreur maxima de l'appareil. D'ailleurs, des recherches sur le mycélium d'*Agaricus campestris* cultivé sur un substratum analogue ont exigé des expériences très longtemps prolongées pour qu'on obtienne un échange de gaz sensible. C'est donc bien aux appareils sporifères (pied et chapeau) qu'il faut rapporter les échanges gazeux mesurés dans ces recherches, et nous pouvons en conclure que :

Dans les conditions où nous avons opéré, le substratum n'a pas d'influence sensible.

(1) Voy. tableau n° II, série n° 12.

5° *Expériences de contrôle relatives aux autres végétaux qui peuvent se développer dans l'appareil.*

Pour les dernières expériences que nous venons de citer on voit que les recherches ont été faites dans des conditions où d'autres végétaux ne venaient pas se développer dans le substratum. Lorsqu'on fait des cultures de Mucorinées, cette condition est de la plus grande importance : il faut opérer sur cultures pures, sur un substratum privé de germes par un chauffage préalable et en ne laissant rentrer l'air qu'au travers du coton roussi.

On voit quelle est l'importance de ces précautions pour les expériences de la série 14 (tableau n° II, page 243). Des cultures de *Phycomyces nitens* envahies par divers organismes jouant le rôle de ferments au milieu du pain qui servait de substratum, ont donné, pendant un temps plus court, beaucoup plus d'acide carbonique que la culture pure. De plus, comme les ferments dégagent de l'acide carbonique (et quelquefois de l'hydrogène) sans absorber d'oxygène, la mesure du rapport des volumes de gaz par la respiration de la Mucorinée devient impossible.

Dans quelques expériences faites sur des Basidiomycètes ce sont au contraire les Mucorinées qui, se développant en parasite sur le Champignon, sont venues troubler l'étude du phénomène respiratoire; on n'a tenu compte que des expériences où les Champignons observés étaient en voie de développement normal et sans parasites. En somme, quelle que soit l'espèce étudiée, on doit s'assurer autant que possible qu'on opère sur une *culture pure*, et rejeter toutes les expériences où la présence d'un parasite ou d'un ferment dans le substratum est constatée.

Nous voyons par ces diverses expériences d'essai et de contrôle quelles sont les meilleures conditions où l'on doit placer les Champignons pour étudier la variation de la respiration sous l'influence d'une cause isolée :

Il faut avoir une culture pure, susceptible d'être maintenue en voie de développement normal pendant toute l'existence

les Champignons ; il est nécessaire d'opérer sur les mêmes individus de la même espèce, sans jamais comparer entre elles les expériences d'un jour à l'autre et en croisant, autant que cela est possible, les expériences successives.

IV

ÉTUDE DE L'ATMOSPHÈRE CONFINÉE.

Nous avons déjà dit quels inconvénients peut présenter la méthode qui consiste à étudier la respiration dans une atmosphère limitée. Lorsque le séjour des végétaux dans l'air confiné se prolonge, la respiration normale finit par disparaître, mais, comme on l'a vu plus haut, les végétaux ne meurent pas ; la respiration ordinaire est remplacée par un autre phénomène : la plante, en transformant ses réserves sucrées par une sorte de fermentation propre, dégage de l'acide carbonique ou un mélange d'hydrogène et d'acide carbonique, et peut ainsi résister à l'asphyxie pendant un temps souvent très long.

Quel est donc le moment précis, dans des conditions déterminées, où la respiration normale fait place à ce phénomène de fermentation propre ? Où faudra-t-il s'arrêter dans une expérience ?

Nous devions aussi nous demander si, dans une atmosphère limitée, la respiration normale a lieu dans la première partie de l'expérience comme à l'air libre ?

Telles sont les premières questions que nous avons à nous poser avant d'entreprendre les recherches sur la respiration par la première des méthodes que nous avons indiquées plus haut.

Pour cela, nous allons examiner successivement :

1° Les variations de pression pendant le séjour prolongé des Champignons dans l'air confiné ;

2° La composition des gaz de l'atmosphère limitée, à divers moments successifs ;

3° L'étude des échanges gazeux pendant la période de respiration normale.

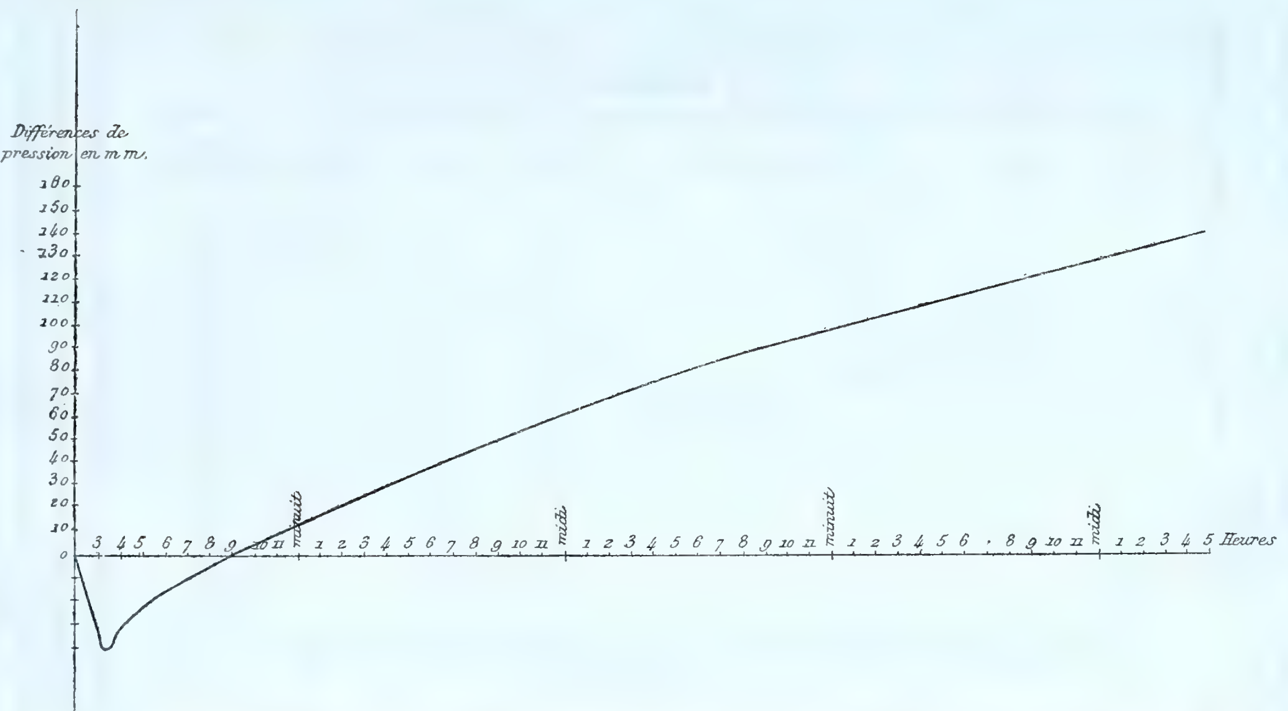
1° *Variations de pression pendant le séjour prolongé des Champignons dans l'air confiné.* — Nous avons répété un certain nombre de fois l'expérience suivante :

Des Champignons (Polypores ou Agarics) étant placés dans une atmosphère limitée V (Pl. 18, fig. 4), on mettait en communication l'espace qui les renfermait, d'une part avec un manomètre à air libre M et, d'autre part, avec un robinet à trois voies pouvant communiquer avec un appareil à prises et avec un aspirateur. L'appareil étant mis en expérience, après un lavage préalable par un courant d'air au travers de l'espace V, on notait à intervalles égaux : 1° la différence de pression donnée par le manomètre, au moyen d'un cathétomètre ; 2° la température intérieure donnée par le thermomètre *t ;* 3° la pression barométrique donnée par un baromètre de Fortin ; 4° la température extérieure donnée par un second thermomètre.

On pouvait ainsi mesurer, à des intervalles déterminés, les pressions successives ramenées à la même température et en faisant les corrections relatives à la variation de la pression atmosphérique.

La courbe 1 représente ainsi les différences entre la pression normale de 760 millimètres et la pression intérieure, ramenées à 15 degrés, lorsqu'on laisse des Champignons (*Agaricus campestris*) dans une atmosphère limitée, pendant un temps prolongé.

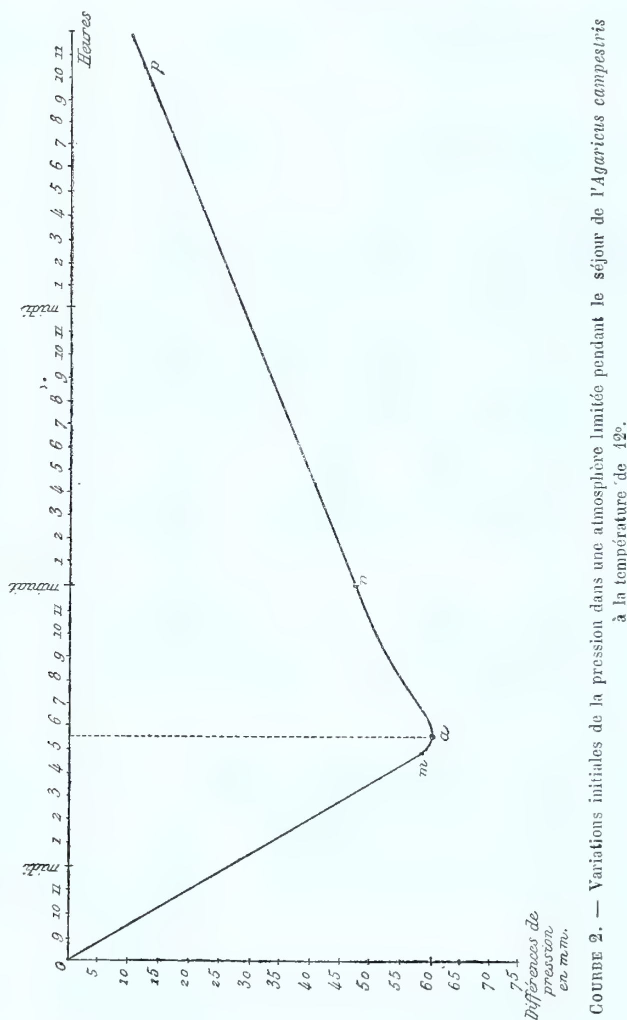
On voit que la courbe commence par s'abaisser suivant une ligne droite au début, puis qu'elle se relève moins rapidement, vient couper l'axe des abcisses et continue à s'élever ensuite indéfiniment. Ainsi la différence de pression commence par être négative, il y a absorption régulière, puis après une période de transition, il y a au contraire un accroissement continu de la pression.



COURBE 1. — Variations de pression pendant le séjour prolongé de l'*Agaricus campestris* dans une atmosphère confinée. — La courbe donne les différences de la pression intérieure avec la pression extérieure ramenée à 760 millimètres. Toutes les pressions ont été ramenées à la même température (15°).

Les courbes 2 et 3 indiquent avec plus de détail les variations de pression au début.

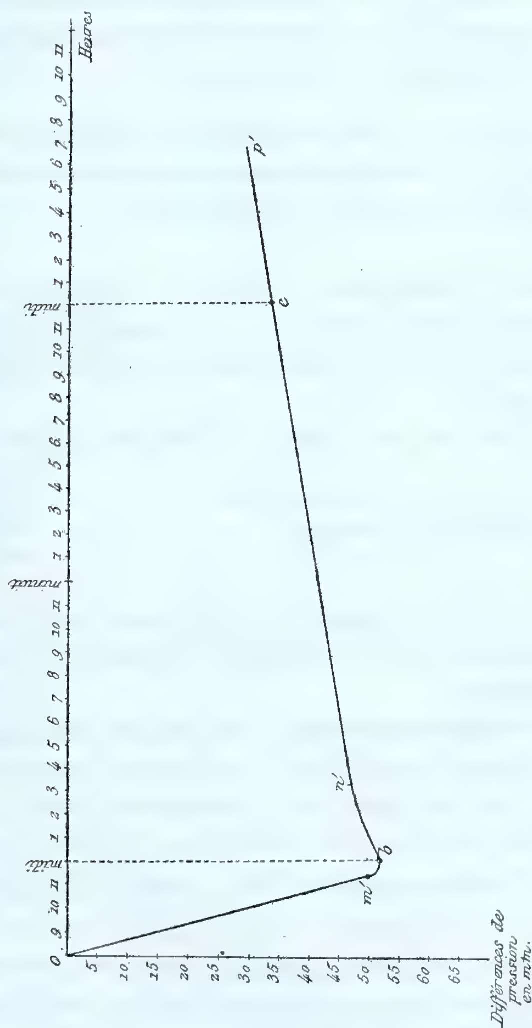
On voit que toutes les courbes ont la même forme générale;



Courbe 2. — Variations initiales de la pression dans une atmosphère limitée pendant le séjour de l'*Agaricus campestris* à la température de 12°.

chacune d'elles présente une partie droite (*om*, courbe 2; *om'*, courbe 3) indiquant une diminution de pression proportionnelle au temps. Ensuite vient une partie sinueuse (*mn*, courbe 2; *m'n'*, courbe 3) vers le commencement de laquelle

se trouve le minimum de pression. Enfin, la dernière partie de la courbe (*np*, *n'p'*) se relève en une ligne droite indiquant une augmentation de pression régulière.



COURBE. 3 — Variations initiales de pression dans une atmosphère limitée, pendant le séjour de l'*Agaricus campestris* à la température de 22°.

En somme, en comparant les courbes 1, 2 et 3, on voit que la marche du phénomène peut se diviser en trois périodes se suivant toujours de la même manière :

1. *Diminution régulière de pression* (absorption) ;

2. *Période de transition ;*
3. *Augmentation régulière de pression.*

Pour bien comprendre à quels phénomènes sont dus ces divers changements de pression successifs il est nécessaire de faire l'analyse des gaz, à divers moments.

2° *Composition des gaz de l'atmosphère limitée, à divers moments successifs.* — Étudions la composition des gaz de l'atmosphère confinée pendant ces trois périodes.

1. *Période de l'absorption régulière.* — Si l'on fait une prise dans l'air confiné pendant cette première période, on trouve toujours qu'il reste une quantité notable d'oxygène dans l'atmosphère.

C'est ce que prouve, par exemple, le résultat suivant :

100cc de gaz renferment	Acide carbonique............	11cc,72
	Oxygène......................	4cc,80
	Azote	83cc,50

D'ailleurs, on peut constater la généralité de ce fait en jetant un coup d'œil sur les différents tableaux de résultats joints à ce mémoire.

En outre, le rapport du volume de l'acide carbonique émis à celui de l'oxygène absorbé est toujours plus petit pendant cette période, ce qui explique l'absorption, tandis que la quantité d'azote ne varie pas. Nous verrons plus loin que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est *constant* pendant cette phase de l'expérience, ce que démontre d'ailleurs la courbe qui présente la forme d'une ligne droite, indiquant ainsi une absorption proportionnelle au temps pour des conditions extérieures invariables.

2. *Période de transition.* — On trouvera (tableau n° III) des résultats d'analyses relatives à cette période (série nos 15 et 16).

La prise d'air, par exemple, pour la série n° 16, courbe 3, a été faite un peu après le minimum de pression, au moment

TABLEAU N° III. — ÉTUDE DE L'AIR CONFINÉ.

Agaricus campestris. Poids = 185 grammes, au début.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ATMOSPHÈRE ANALYSÉE.	t TEMPÉRATURE.	H PRESSION BAROMÉTRIQUE.	HAUTEUR DU MERCURE DANS LE MANOMÈTRE Branche ouverte h_1.	Branche fermée h_2.	DIFFÉRENCE DE PRESSION $h_1 - h_2$.	V VOLUME DU GAZ TOTAL.	COMPOSITION DE L'ATMOSPHÈRE. CO^2.	O.	Az.	CO^2 POUR 100 DÉGAGÉ.	O POUR 100 ABSORBÉ.	$\frac{CO^2}{O}$
			mm.	mm.	mm.	mm.	cc.						
N° 15.	Air initial.........	12°,0	780,10	»	»	»	800,00	0,00	20,08	79,92	12,37	20,17	0,59
	Prise d'air après neuf heures, après le minimum de pression (voy. *a*, courbe 2).........	12°,0	779,30	55,56	102,80	46,24	803,88	12,37	1,47	86,16	3,39	1,46	
	Prise d'air après cinquante-deux heures un quart.........	12°,0	775,65	57,64	104,04	46,40	797,35	15,76	0,01	86,25			
N° 16.	Air initial.........	22°,0	773,40	»	»	»	790,00		20,08	79,92	10,50	17,80	0,59
	Prise d'air après trois heures un quart, après le minimum de pression (voy. *b*, courbe 3).........	22°,0	773,35	49,70	97,20	47,48	789,50	10,50	3,74	85,76	4,85	3,74	
	Prise d'air après vingt-sept heures (voy. *c*, courbe 3).	22°,0	770,00	47,48	94,96	47,48	781,57	15,35	0,00	85,65			

SÉRIE.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 DÉGAGÉ pour 100.	O ABSORBÉ pour 100.	$\frac{CO^2}{O}$
N° 17.	Quinze heures (tout l'oxygène est absorbé).	10°	14,8	20,8	0,71

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites à l'obscurité et dans de l'air saturé d'humidité.

qui correspond au point *b* marqué sur la courbe; l'analyse montre que la proportion des gaz est alors :

100cc	Acide carbonique	10cc,50
	Oxygène	3cc,74
	Azote	85cc,76

Ainsi, pendant cette période, il reste encore un peu d'oxygène, mais l'acide carbonique se dégage en quantité relativement plus grande. La respiration normale est troublée. Le rapport $\frac{CO^2}{O}$ n'est plus constant, et à l'absorption succède une augmentation de pression.

3. *Période d'augmentation régulière de la pression.* — Les dernières analyses des séries 15 et 16 (tableau n° III) et de la série 19 du même tableau, de même que la première expérience de la série 19 (tableau n° IV) sur le *Polyporus versicolor*, la série 20 du même tableau sur l'*Agaricus velutipes*, et la série 21 sur le *Dædalea quercina*, se rapportent à cette période.

TABLEAU N° IV. — ÉTUDE DE L'AIR CONFINÉ (*suite*).

Appareil à étuve, obscurité, air saturé.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	DURÉE DE L'EXPÉRIENCE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 DÉGAGÉ.	O POUR 100 ABSORBÉ.	$\frac{CO^2}{O}$
N° 18.	*Telephora tremelloides*..	2h, » 4h, » 14h,30	9°,0 9°,5 9°,5	1,1 1,6 7,5	2,0 2,5 »	0,55 0,63 »
N° 19.	*Polyporus versicolor*..... jeune .. plus âgé.	15h,30 14h, »	17°,5 16°,0	15,8 14,0	20,0 19,8	0,8 0,7
N° 20.	*Agaricus velutipes*.....	15h, »	14°,0	17,2	20,1	0,8
N° 21.	*Dædalea quercina*	2h, »	39°,5	18,5	20,1	0,92

On trouve toujours que l'oxygène est totalement absorbé. C'est à peine si, dans les premiers temps de cette période d'augmentation de pression, on peut encore constater des traces d'oxygène.

C'est ce qu'indique le résultat suivant, pris parmi les précédents et correspondant au point *c* de la courbe 3, après vingt-sept heures :

100^{cc} de gaz renferment	Oxygène.............	0^{cc},00 traces.
	Acide carbonique......	15^{cc},35
	Azote	85^{cc},65

M. Müntz (1) a montré que c'est pendant cette période, et seulement lorsque tout l'oxygène a disparu, que les Champignons qui renferment de la mannite dégagent de l'hydrogène en même temps que de l'acide carbonique, ce qui est dû à la fermentation mannitique.

C'est, en effet, pendant cette période qu'a lieu régulièrement ce phénomène de fermentation propre étudié par MM. Lechartier et Bellamy sur les fruits sucrés. La présence de l'alcool ou des éthers dérivés, formés aux dépens des sucres pendant cette période, est facile à constater à l'odeur lorsqu'on ouvre le récipient renfermant les Champignons.

En résumé, *toutes les expériences qui seront assez prolongées pour empiéter sur la seconde ou la troisième période devront être rejetées*, parce que la respiration se trouve alors compliquée d'un phénomène spécial de résistance à l'asphyxie que nous n'avons pas pour but d'étudier dans ce mémoire.

Reste à examiner si, pendant la première période, nous avons bien réellement affaire à la respiration normale.

3° *Étude des échanges gazeux pendant la période de respiration normale.* — Il résulte des nombreuses analyses que nous avons faites que, pendant la première période, il n'y a entre les Champignons et le milieu extérieur aucun échange sensible d'azote ni d'hydrogène.

(1) *Loc. cit.*

Il y a toujours absorption d'oxygène et émission d'acide carbonique.

En outre, qu'on fasse une prise de gaz au début de cette période, peu après la mise en train, qu'on fasse une prise au milieu ou qu'on fasse une prise à la fin (au moment où va commencer la période de transition), le rapport $\frac{CO^2}{O}$ reste invariable; nous verrons même qu'il ne varie pas avec la température (voy. p. 270). Pendant cette période, le rapport du volume de l'acide carbonique émis au volume d'oxygène dégagé reste encore invariable, quel que soit le volume des Champignons par rapport au volume gazeux, pour les mêmes espèces de Champignons.

Citons, parmi les résultats inscrits dans nos tableaux d'expériences (1), les déterminations suivantes du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

Pour l'*Agaricus campestris* on a :

Commencement de la période	1° Après $^1/_4$ d'heure de séjour à 17°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,57$
Milieu........	2° Après 3 heures de séjour à 16°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,59$
	3° Après 3 heures de séjour à 16°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,58$
Fin..........	4° Après 3 heures $^1/_4$ de séjour à 22°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,59$
	5° Après 9 heures de séjour à 12°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,59$

$$\frac{CO^2}{O} = \text{constante} = 0,6$$

Pour le *Polyporus versicolor* on a :

Commencement de la période	1° Après 5 heures de séjour à 17°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,70$
Milieu........	2° Après 22 heures de séjour à 11°,0 $\frac{CO^2}{O} = 0,68$
Fin..........	3° Après 15 heures de séjour à 17°,5 $\frac{CO^2}{O} = 0,72$

$$\frac{CO^2}{O} = \text{constante} = 0,7$$

(1) Voy. tableaux nos I, III et XII.

Ces résultats, qui ont été trouvés aussi pour l'*Agaricus velutipes* (tableau VII), le *Dædalea quercina*, le *Telephora tremelloides*, etc., sont de la plus grande importance pour légitimer la méthode que nous avons employée.

En effet, même en se limitant à la première période, la seule où ne se produise pas le phénomène de fermentation propre, on peut faire à la méthode de l'atmosphère limitée deux objections; ces objections sont détruites par les résultats que nous venons de citer, comme nous allons le démontrer.

En premier lieu, on a fait remarquer que la méthode gazométrique avait pour défaut principal que les gaz contenus et souvent condensés dans les tissus du végétal pouvaient être mis en liberté à mesure que l'oxygène est absorbé et venir troubler le phénomène respiratoire.

Cette première objection perd déjà de sa valeur lorsqu'on emploie l'appareil que nous avons décrit, car, par le brassage, avec les variations de pression qu'on détermine avant chaque prise, on doit nécessairement produire un mélange des gaz de l'atmosphère et de ceux que contiennent les tissus, en sorte qu'après deux prises ainsi brassées dont on détermine seulement les différences, l'erreur due aux gaz internes doit sensiblement disparaître; mais quand bien même on trouverait cette réponse à l'objection insuffisante, il résulte clairement de la constance du rapport $\frac{CO^2}{O}$ que l'erreur due aux gaz renfermés au début dans les tissus, est rendue négligeable par notre manière d'opérer, sans quoi le rapport $\frac{CO^2}{O}$ devrait évidemment varier, et pendant le commencement de la première période, la courbe des différences de pressions n'aurait pas la forme d'une droite. Or, il résulte de mesures précises faites dès le début au cathétomètre, de deux minutes en deux minutes, que la diminution de pression est rigoureusement proportionnelle au temps. D'après ce que nous avons dit sur les échanges gazeux, la constance du rapport $\frac{CO^2}{O}$ se trouve ainsi vérifiée par ces mesures, l'objection en question n'est donc pas à considérer.

On a dit aussi (1) que l'acide carbonique s'accumulant peu à peu dans l'atmosphère limitée pouvait devenir toxique pour la plante et nuire par sa présence au phénomène respiratoire normal. Cela est vrai à partir d'une certaine limite, qui est précisément le début de la deuxième période, ou période de transition. Nous avons vu plus haut, par les analyses citées, que les dernières portions de l'oxygène sont difficilement absorbées; par suite, dans la période de transition, le phénomène respiratoire normal est troublé par la présence d'une grande quantité d'acide carbonique.

Mais avant ce moment, avant le début de la période de transition, l'acide carbonique est-il en quantité assez grande dans l'atmosphère étudiée pour troubler la respiration? En aucune façon, et c'est encore d'une part la constance du rapport $\frac{CO^2}{O}$, d'autre part la régularité de la courbe pendant cette période qui en sont les preuves.

4° *Conclusions.* — Il résulte évidemment de cette étude détaillée que nous avons faite des modifications qu'éprouve l'atmosphère confinée pendant la respiration, que les expériences sur la respiration normale doivent toujours être limitées à la première période dont le terme aura dû être déterminé à l'avance, pour des conditions données.

Si l'on procède toujours ainsi, sans laisser l'expérience durer assez longtemps pour entrer dans la seconde ou la troisième période dont nous venons de parler, *la méthode adoptée permet d'étudier la respiration normale*.

D'ailleurs il est inutile que l'expérience soit prolongée pendant toute la période initiale. Nous avons toujours cherché à renouveler l'air le plus souvent possible dans nos expériences successives, et l'atmosphère limitée n'était close que pendant le temps nécessaire pour que les modifications produites dans la composition des gaz soient faciles à mesurer.

(1) Voy. De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 27, 1804.

V

ÉTUDE DE LA RESPIRATION, DANS LES MÊMES CONDITIONS, CHEZ LES DIVERSES ESPÈCES DE CHAMPIGNONS.

Les espèces de Champignons que nous avons mises en expérience appartiennent aux genres les plus différents des Basidiomycètes ; nous avons aussi étudié quelques espèces de Trémellinées et de Mucorinées.

L'une des espèces le plus souvent étudiées est le Champignon de couche, dont nous avions installé des cultures dans une cave et qu'on pouvait ainsi prendre à tous les états de développement, ou transporter, avec une partie du mycélium et de son substratum, dans l'appareil à cloche. Là, les Agarics pouvaient, dans l'air renouvelé par l'aspirateur, accomplir leur développement total comme à l'état normal.

Beaucoup d'autres espèces, telles que l'*Agaricus velutipes*, le *Dædalea quercina*, le *Trametes suaveolens*, etc., étaient placées dans l'appareil avec le bois sur lequel s'étaient développées ces espèces. Nous avons vu plus haut comment on s'assurait par des expériences de contrôle que le substratum est sans influence sur le phénomène. Quant aux Mucorinées, on en étudiait des cultures pures sur du pain ou sur des substances sucrées préalablement chauffées.

Examinons quelle est l'intensité de la respiration chez ces diverses espèces, et voyons quelle est, pour chacune d'elles, la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

1° *Intensité de la respiration.* — Autant qu'il est possible d'en juger par les expériences faites, les espèces étudiées se succèdent dans l'ordre suivant, au point de vue de l'intensité de la respiration :

Phycomyces nitens Kunze.
Rhizopus nigricans Ehr.
Agaricus velutipes Curt.

Agaricus conchatus Bull.
Agaricus campestris L.
Trametes suaveolens Fr.
Polyporus versicolor Fr.
Dædalea quercina P.
Exidia glandulosa Fr.

Mais ce ne peut être là qu'une indication montrant que, pour un même poids, les Mucorinées respirent plus pendant le même temps et dans les mêmes conditions que les Agarics, ceux-ci plus que les Polypores et ces derniers plus que les Trémellinées.

Il est, on le comprend, bien difficile de comparer rigoureusement des espèces différentes, puisque nous avons vu que l'intensité de la respiration varie beaucoup avec l'âge et même d'un individu à un autre individu de la même espèce.

Nous aurons des indications plus nettes en comparant des valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

1° *Valeurs du rapport* $\frac{CO^2}{O}$. — Sauf pour les Mucorinées, nous avons toujours trouvé que le rapport du volume de l'acide carbonique émis au volume de l'oxygène absorbé est plus petit que l'unité.

Ainsi, *il y a oxydation du tissu des Champignons par le fait de la respiration*, puisque la quantité d'oxygène absorbée est toujours supérieure à celle que renferme l'acide carbonique émis.

Nous avons constaté que, pour toutes les espèces, *le rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *ne varie pas avec la pression* (1) ; comme nous verrons aussi, ce rapport ne varie pas avec la température, nous pouvons donc donner, d'une manière générale, sa valeur approchée pour quelques-unes des espèces étudiées.

(1) Rappelons (*Historique*, p. 216 et 218) que M. Godlewski, dans l'étude des graines oléagineuses en germination, a obtenu des résultats analogues.

TABLEAU N° V. — VALEURS DU RAPPORT $\frac{CO^2}{O}$ POUR LES DIVERSES ESPÈCES.

ESPÈCES ÉTUDIÉES.	VALEUR DE $\frac{CO^2}{O}$
Telephora tremelloides	0,5 à 0,6
Agaricus campestris	0,54 à 0,59
Agaricus velutipes	Environ : 0,6
Exidia glandulosa	0,7
Polyporus versicolor	0,56 à 0,75
Dædalea quercina	0,7 à 0,8
Phycomyces nitens	Environ : 1

Pour le mycélium d'*Agaricus campestris* développé sur le fumier et l'envahissant complètement, il a fallu prolonger longtemps l'expérience pour obtenir un échange de gaz facilement dosable, il en a été de même pour le mycélium d'*Agaricus melleus*. Nos expériences sur ces mycéliums ne sont pas assez nombreuses pour nous permettre d'indiquer ici les valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

2° *Absorption ou dégagement d'azote.* — Avant de poursuivre nos expériences concernant l'influence exercée par les conditions extérieures sur les échanges gazeux que présentent les Champignons, nous avons dû rechercher si dans la respiration normale il y a un dégagement ou une absorption d'azote.

Le tableau n° VI donne les résultats d'expériences préliminaires faites avec le *Dædalea quercina* et l'*Agaricus campestris* séjournant dans une atmosphère dont le volume avait été mesuré de façon à connaître, avant et après l'expérience, la quantité absolue de gaz qu'elle renfermait.

L'examen des chiffres inscrits sur ce tableau montre que l'azote s'est rencontré, tantôt en plus, tantôt en moins, dans l'atmosphère entourant les Champignons ; les quantités de ce gaz sont, d'ailleurs, en valeur absolue, de même grandeur que les erreurs commises sur l'évaluation du volume total.

TABLEAU N° VI.

SÉRIES D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	NATURE DES GAZ.	COMPOSITION DE L'AIR AU DÉBUT.	COMPOSITION DE L'AIR A LA FIN DES EXPÉRIENCES.	GAZ DÉGAGÉS OU ABSORBÉS.	OBSERVATIONS.
N° 22.	*Dædalea quercina.*	CO^2	14,46	95,50	+ 80,84	Les Champignons ont séjourné 2 heures dans l'atmosphère ; on trouve $\frac{3}{1145}$ d'azote en plus,
		O	245,92	126,54	— 119,38	
		Az	901,74	904,93	+ 3,19	
		CO^2	25,58	216,12	+ 190,54	Id. On trouve environ $\frac{6,2}{1500}$ d'azote en moins.
		O	210,95	4,78	— 206,15	
		Az	922,30	916,10	— 6,17	
N° 23.	*Agaricus campestris.*	CO^2	3,50	24,10	+ 20,60	Id. On trouve $\frac{5,10}{1100}$ d'azote en moins.
		O	220,00	167,10	— 52,90	
		Az	859,90	854,80	— 5,10	
		CO^2	0,00	16,00	+ 16,00	Les Champignons ont séjourné 2 heures 25 dans l'atmosphère ; on trouve $\frac{1,1}{676}$ d'azote en plus.
		O	131,50	97,50	— 0,34	
		Az	545,80	546,95	+ 1,10	

NOTA. — Le volume gazeux est, à la fin de chaque expérience, diminué de la quantité de gaz extraite de l'appareil pour connaître la composition initiale de l'atmosphère entourant les Champignons.

Ces expériences ne tranchent pas la question d'une façon décisive, mais elles nous ont donné une forte présomption en faveur de l'absence de dégagement ou de l'absorption de l'azote. Pour changer cette présomption en certitude, nous avons repris les expériences en les conduisant d'une autre manière.

On a vu plus haut que pendant le séjour des Champignons dans une atmosphère confinée, on observe toujours une diminution de volume correspondant à une absorption d'oxygène plus grande que le volume d'acide carbonique dégagé dans le même temps. Cette diminution de volume se traduit dans l'ap-

pareil par une diminution de pression, que l'on peut évaluer au moyen du manomètre.

D'autre part, l'analyse des gaz, avant et après l'expérience, nous permet de calculer, sans connaître le volume de l'air, la diminution de volume et par suite la diminution de pression qu'aurait dû subir l'atmosphère gazeuse, en admettant que le volume de l'azote n'ait pas varié.

D'après cela, si la température et la pression n'ont pas varié pendant une expérience, on pourra trouver deux choses : ou bien la diminution de pression lue sur le manomètre et la diminution de pression calculée d'après l'analyse des gaz seront égales, ce qui démontrera qu'il n'y a pas absorption ou dégagement d'azote ; ou bien ces deux diminutions de pression seront différentes, et l'écart existant donnera la valeur en centièmes du gaz azote dégagé ou absorbé.

Les résultats de plusieurs séries d'expériences ont confirmé la première alternative, et par suite nous ont montré qu'il n'y a pas de dégagement ni d'absorption d'azote.

Nous mentionnerons, à titre de démonstration, les deux expériences suivantes :

Expérience n° 1.

120 grammes d'*Agaricus campestris* ont été placés dans une atmosphère de 570 centimètres cubes.

Au début de l'expérience, la pression intérieure était............ $743^{mm},54$
A la fin de l'expérience (3^h 42^m après) — .... $720^{mm},08$

Par suite, la diminution de pression causée par l'absorption des gaz égale $23^{mm},46$.

La composition centésimale de l'air était, au début :

$$CO^2 = 0,43$$
$$O = 20,47$$
$$K = 79,09.$$

A la fin, elle est devenue :

$$CO^2 = 4,71$$
$$O = 13,75$$
$$K = 81,53.$$

Si nous supposons que le volume de l'azote soit resté constant, la proportion d'azote que nous constatons à la fin de l'expérience aurait dû correspondre à :

0,44 d'acide carbonique,
21,10 d'oxygène ;

comme il existe réellement :

4,26 d'acide carbonique,
13,75 d'oxygène.

Il en résulte que, pendant la durée de l'expérience, les Champignons ont dégagé 4,26 pour 100 d'acide carbonique, et qu'ils ont absorbé, dans le même temps, 7,35 d'oxygène. Il y a donc une diminution de volume égale à 3,09 du volume total. Cette diminution de volume correspondrait à une diminution de pression égale à :

$$\frac{3,09 \times 769}{100} = 23^{mm},76.$$

Or, cette diminution de pression est sensiblement égale à la diminution de $23^{mm},46$ que nous avons directement mesurée au moyen du manomètre; par suite, la supposition que nous avons faite, en admettant le volume de l'azote constant, se trouve démontrée.

Expérience n° 2.

120 grammes d'*Agaricus campestris* placés dans une atmosphère de $2^{l},130$ ont séjourné 1 heure à la température de 14 degrés et à la pression de 760^{mm}, qui sont restées constantes.

Pression intérieure au début de l'expérience....................	$752^{mm},4$
Pression intérieure à la fin de l'expérience......................	$749^{mm},8$

La diminution de pression, causée par l'absorption des gaz, est donc $2^{mm},6$.

La composition centésimale de l'air était, au début :

$CO^2 = 0,42$
$O = 18,92$
$K = 80,65$

Elle est devenue, à la fin de l'expérience :

$$CO^2 = 0,84$$
$$O = 18,22$$
$$K = 80,93.$$

Si le volume de l'azote est resté constant, la proportion de ce gaz, que nous trouvons à la fin, aurait dû correspondre à :

0,42 d'acide carbonique,
18,98 d'oxygène;

comme il existe réellement :

0,84 d'acide carbonique,
18,22 d'oxygène.

Il en résulte que les Champignons ont dégagé 0,42 pour 100 d'acide carbonique, et qu'ils ont absorbé en même temps 0,76 pour 100 d'oxygène. Par suite, la diminution de volume égale 0,34 pour 100, et la diminution de pression correspondante égale

$$\frac{0,34 \times 760}{100} = 2^{mm},5.$$

Cette diminution calculée est égale à la diminution de pression lue sur le manomètre.

Nous sommes donc en droit de déduire de ces expériences que pendant la respiration normale, il n'y a pas d'absorption ou de dégagement d'azote.

3° *Conclusions.* — Par ce que nous avons dit dans le chapitre précédent, nous pouvons conclure que chez tous les Champignons étudiés (Basidiomycètes et Trémellinées) :

1° *La respiration normale est une absorption d'oxygène et une exhalaison d'acide carbonique.*

2° *Il n'y a ni dégagement ni absorption d'azote.*

3° *Il n'y a pas dégagement d'hydrogène.*

4° *Le rapport du volume de l'acide carbonique émis au volume d'oxygène absorbé est plus petit que l'unité. Il y a donc oxydation des Champignons par la respiration.*

5° *Le rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *est invariable avec la pression.*

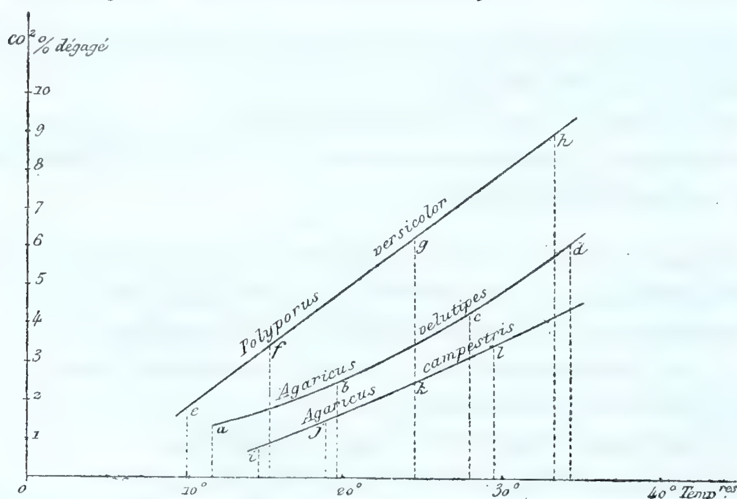
VI

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA RESPIRATION.

Nous avons vu, dans la partie historique, que l'on avait déjà fait de nombreuses recherches sur l'accroissement de la respiration avec la température. Ces recherches n'ont pas été faites sur les Champignons, et il était nécessaire, à cet égard, de vérifier les résultats acquis pour les plantes supérieures. Ne fût-ce que pour savoir dans quelles limites il faut maintenir la température constante dans les autres expériences, il était utile de faire cette étude.

Examinons d'abord comment varie, avec la température, l'intensité du dégagement d'acide carbonique et de l'absorption d'oxygène. Nous verrons ensuite quelles sont les variations du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

1° *Variations de l'intensité du dégagement d'acide carbonique avec la température.* — Le tableau d'expériences n° VII donne



COURBES n° 4. — Variations du dégagement d'acide carbonique avec la température.

les résultats de cette variation pour le *Polyporus versicolor*, les *Agaricus campestris* et *velutipes*, ainsi que pour le *Dædalea quercina*.

TABLEAU N° VII. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION AVEC LA TEMPÉRATURE.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	DURÉE DE L'EXPÉRIENCE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 DÉGAGÉ.	O POUR 100 ABSORBÉ.	$\frac{CO^2}{O}$
N° 24.	*Polyporus versicolor*...	1h »	10°	1,87	»	»
		1h »	15°	3,73	»	»
		1h »	25°	6,22	»	»
		1h »	35°	9,58	»	»
N° 25.	*Agaricus velutipes*.....	1h »	11°	1,69	2,8	0,6
		1h »	19°	2,74	4,6	0,6
		1h »	27°	4,47	7,5	0,6
		1h »	34°	5,97	9,8	0,6
N° 26.	*Agaricus campestris*...	2h »	9°	4,5	»	»
		2h »	30°	16,5	»	»
N° 27.	*Agaricus velutipes*.....	0h45	10°	2,1	»	»
		0h45	22°	5,5	8,6	0,6
		0h45	28°	8,6	12,8	0,6
N° 28.	*Dædalea quercina*......	1h »	35°	2,0	»	»
		1h »	41°	2,8	»	»
		1h »	54°	5,2	»	»
N° 29.	*Dædalea quercina* (expérience de contrôle)...	2h »	38°,75	6,0	»	»
		2h »	39°,00	6,0	»	»

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites avec l'appareil à étuve, à l'obscurité et dans l'air saturé.

On voit que le dégagement d'acide carbonique s'accroît régulièrement avec la température. Les courbes n° 4 qui représentent graphiquement les résultats pour trois des espèces étudiées, montrent que l'accroissement d'intensité est à peu près proportionnel à l'accroissement de température (1).

(1) Ces courbes pourraient être représentées par la formule empirique donnée par M. F. de Fauconpret $Q = a + ct^2$ (*loc. cit.*).

On s'est souvent demandé si, un peu avant que la plante ne soit tuée par une température très élevée, on ne rencontrerait pas un *optimum* d'intensité pour le dégagement d'acide carbonique.

Pour voir si cet optimum existe, nous avons successivement élevé la température de l'étuve jusqu'aux dernières limites permettant la vie du végétal. Nous n'avons pas trouvé d'optimum.

Le Champignon qui nous a paru résister le plus longtemps aux températures élevées, le *Dædalea quercina* (1), dégageait encore, à 41 degrés, 2,8 pour 100 d'acide carbonique en une heure dans les conditions de l'expérience, et porté à 55 degrés, il en dégage 5,2 pour 100 dans les mêmes conditions.

Ramenés à la température initiale des expériences (35 degrés), les mêmes *Dædalea* qui avaient été portés à 55 degrés dégageaient de nouveau 2 pour 100 d'acide carbonique comme au début.

Il n'y a abaissement dans l'accroissement d'intensité respiratoire avec la température que lorsque la plante est altérée. En ce cas, les Champignons ramenés à la température initiale dégagent moins d'acide carbonique qu'au début.

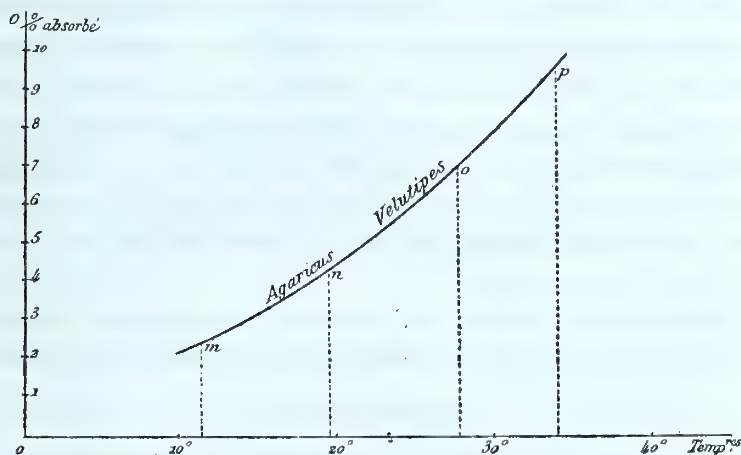
Nous devons conclure, de ce qui précède, qu'il *n'y a pas d'optimum*.

2° *Variation de l'absorption d'oxygène avec la température.* — Par les quelques résultats relatifs à l'*Agaricus velutipes*, on voit que les variations de l'absorption de l'oxygène avec la température suivent exactement la même marche que celles du dégagement d'acide carbonique. La courbe 5 montre ces résultats pour l'*Agaricus velutipes*.

Là encore, comme dans toutes les expériences qui précèdent, nous voyons la liaison de ces deux phénomènes et nous trouvons dans ces études une nouvelle justification du maintien du mot *respiration* qu'on cherche souvent à rejeter maintenant en physiologie végétale.

(1) Voy. tableau n° VII, série 28.

3° *Étude du rapport* $\frac{CO^2}{O}$.—Nous avons vu, dans la partie historique, que, d'après MM. Dehérain et Moissan et surtout d'après le second mémoire de ce dernier auteur, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ pour les plantes supérieures, serait plus petit que 1 aux basses tempé-



Courbe 5. — Variations de l'absorption d'oxygène avec la température.

ratures, et au contraire plus grand que 1 aux températures élevées.

Nous avons cherché, à propos des Champignons, si l'on n'observait pas de semblables variations du rapport $\frac{CO^2}{O}$ avec la température. Nous avons trouvé, au contraire, que ce rapport est *sensiblement constant* pour une même espèce, quelle que soit la température. Même en portant certains Champignons aux plus hautes températures qu'il puissent supporter, nous avons toujours trouvé que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ restait plus petit que l'unité.

Voici, d'ailleurs, quelques résultats relatifs au *Dœdalea quercina :*

Série n° 29 *bis.*	De 13 à 15 degrés.........	0,78	$\frac{CO^2}{O}=0,8=$constante.
	A 16°,5.....................	0,76	
	De 17 à 26 degrés.........	0,80	
	De 27 à 33 degrés.........	0,83	

Mais, pour obtenir ce résultat, il faut avoir soin, bien

entendu, de rester dans la première période de temps, la période de la respiration normale. Or, comme l'intensité de la respiration augmente rapidement avec la température, on comprend que pour une température élevée, on atteint bien vite la période de transition pendant laquelle l'absorption d'oxygène diminue rapidement tandis que l'émission d'acide carbonique reste constante (1). Ainsi dans la série d'expériences qui précède, un essai de détermination de $\frac{CO^2}{O}$ fait à 39°,5 dans les mêmes conditions a donné pour ce rapport la valeur 0,92; mais ce nombre est à rejeter, car on constatait, par la faible proportion d'oxygène restant dans l'atmosphère, que la durée de l'expérience avait dépassé celle de la période de respiration normale.

Les résultats relatifs à l'*Agaricus velutipes* (voy. tableau n° VII) donnent pour des températures variant de 11 à 34 de-

TABLEAU N° VII *bis*.

CONSTANCE DU RAPPORT $\frac{CO^2}{O}$ AUX DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES.

Agaricus campestris (120 grammes dans 2 litres 140 d'air).

DURÉE.	TEMPÉRATURE.	VOLUME INITIAL (exprimés en divisions de l'appareil à analyse)	RÉSIDU après l'action de la potasse (exprimés en divisions de l'appareil à analyse)	RÉSIDU après l'action du pyrogallate (exprimés en divisions de l'appareil à analyse)	CO^2 POUR 100.	O POUR 100.	AZ POUR 100.	CO^2 DÉGAGÉ.	O ABSORBÉ.	$\frac{CO^2}{O}$
1h	14°	708	705	571	0,42	18,92	80,65	0,42	0,76	0,55
	14°	713,5	707,5	577,5	0,84	18,22	80,93			
1h	28°	733,5	730,5	582	0,41	20,24	79,38	4,16	7,35	0,56
	29°	741	707	607	4,58	13,49	81,90			
1h	35°	718	707,5	568,5	1,46	19,35	79,17	5,60	9,88	0,56
	36°	728	676	601	7,14	10,30	82,55			

N. B. — Ces expériences ont été faites à l'obscurité, dans une atmosphère saturée.

(1) En examinant les résultats du tableau n° III (séries 15 et 16) on voit en effet que pour le même poids d'organes, dans le même volume d'air, la période de respiration normale a duré neuf heures, à 12 degrés, et seulement trois heures un quart, à 22 degrés.

grés le nombre 0,6, sensiblement constant, pour la valeur de $\frac{CO^2}{O}$. On trouvera des résultats analogues dans le tableau nº VII *bis* pour l'*Agaricus campestris*.

4º *Conclusions.* — Nous pouvons déduire des expériences précédentes les résultats suivants :

1º *Le dégagement d'acide carbonique et l'absorption d'oxygène augmentent régulièrement avec la température*, toutes les autres conditions étant égales d'ailleurs ;

2º *Il n'y a pas, pour la respiration, de température optimum ;*

3º *Le rapport de l'acide carbonique dégagé à l'oxygène absorbé ne varie pas sensiblement avec la température*, pour les mêmes Champignons.

VII

INFLUENCE DE L'ÉTAT HYGROMÉTRIQUE SUR LA RESPIRATION.

Nous avons dit, dans la partie historique, que l'on n'a pas étudié, à notre connaissance, l'influence de l'état hygrométrique de l'air sur la respiration des végétaux. Il est cependant très utile de faire cette recherche, non seulement pour l'intérêt qu'elle peut présenter par elle-même, mais aussi pour voir si la constance de l'état hygrométrique est une condition importante dans les autres recherches sur la respiration.

1º *Méthode employée.* — Il est presque impossible de maintenir des Champignons dans une atmosphère limitée possédant un état hygrométrique déterminé et constant, car, par la transpiration des Champignons, la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'air augmente rapidement. Aussi avons-nous employé le procédé suivant :

Du chlorure de calcium est placé dans l'atmosphère confinée avec un hygromètre Monnier (1) et un thermomètre. Les mor-

(1) La régularité de la marche de cet appareil avait été préalablement vérifiée en le comparant à un appareil Regnault. Sur la figure 5 (Pl. 18), on a représenté un hygromètre de De Saussure, qui a été aussi employé.

ceaux de chlorure de calcium sont recouverts par une toile métallique (Pl. 18, fig. 5). Lorsque l'appareil a été ainsi fermé, on laisse l'air se dessécher jusqu'à un certain degré, 17 par exemple, qui est déterminé, pour l'espèce étudiée, par des expériences préalables.

Ce degré étant atteint, on ouvre l'appareil, on introduit un poids connu de Champignons placés sur la toile métallique, on referme hermétiquement et l'on fait une première prise de gaz, par le procédé ordinaire. Puis on ferme le robinet, l'appareil étant maintenu à l'obscurité et à température constante. Pendant que l'expérience est en train, l'aiguille de l'hygromètre se meut très lentement, en indiquant successivement les degrés 18, 19, etc. Lorsque l'expérience a duré pendant un temps déterminé, on note le degré de l'hygromètre (70 par exemple), on fait une nouvelle prise de gaz, puis on remet l'expérience en train, sans ouvrir l'appareil; après un lavage par un courant d'air, on fait une troisième prise de gaz, puis l'appareil fermé replacé à l'obscurité est toujours maintenu à la même température et laissé en expérience pendant le même temps que la première fois. Au bout de ce temps, on note le degré de l'hygromètre et l'on fait une dernière prise de gaz.

On a ainsi, en examinant la différence de composition des deux premières prises, les résultats relatifs à la transpiration dans l'air relativement sec (ici l'hygromètre marquait de 17 à 70 degrés). Par la différence de composition des deux dernières prises, on a les résultats relatifs à la respiration dans l'air humide (ici l'hygromètre marquait de 70 à 75 degrés).

2° *Résultats*. — Le tableau n° VIII montre quels sont les résultats obtenus.

Dans ces expériences, faites sur l'*Agaricus campestris* et le *Polyporus versicolor*, on voit que l'influence de l'état hygrométrique de l'air sur la respiration est considérable. Ainsi chez le Polypore :

L'hygromètre variant de 48 à 70 degrés, les Champignons

TABLEAU N° VIII. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION AVEC L'ÉTAT HYGROMÉTRIQUE DE L'AIR.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	DEGRÉS DE L'HYGROMÈTRE.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 DÉGAGÉ.
N° 30.	*Agaricus campestris*....	De 17 à 70	2h »	18° 18°	2,7
		De 70 à 75	2h »	18° 18°	3,5
N° 31.	*Agaricus campestris*....	De 25 à 73	2h »	18° 18°	2,8
		De 73 à 78	h »	18° 18°	3,8
N° 32.	*Polyporus versicolor*....	De 48 à 70	2h »	16° 16°	2,6
		De 70 à 80	2h »	16° 16°	3,4

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites à l'obscurité. — Les degrés indiqués pour l'hygromètre sont ceux de l'hygromètre Monnier.

ont produit 2,6 pour 100 d'acide carbonique en deux heures, à 16 degrés, à l'obscurité.

L'hygromètre variant de 70 à 80 degrés, les mêmes Champignons ont produit 3,4 pour 100 d'acide carbonique en deux heures, à 16 degrés, à l'obscurité.

Il sera donc essentiel, dans toutes les expériences sur la respiration, de maintenir un état hygrométrique constant. Nous avons vu que le moyen le plus simple à employer pour cela était de placer les Champignons dans l'air saturé; c'est d'ailleurs une des meilleures conditions de leur bon développement.

D'après les expériences du tableau n° VIII, on voit, qu'au moins dans les limites de variations naturelles de l'état hygrométrique, *l'intensité de la respiration augmente avec l'état hygrométrique de l'air*.

VIII

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE DIFFUSE SUR LA RESPIRATION.

Aucun auteur n'a jusqu'à présent montré d'une manière positive quelle est l'influence de la lumière sur la respiration, toutes les autres conditions restant les mêmes. Les résultats variables et souvent contradictoires obtenus déjà dans les quelques essais expérimentaux entrepris, donnent à cette étude une importance spéciale. Aussi avons-nous multiplié les expériences sur ce sujet (voy. tableaux n° IX, X, XI, XI *bis* et XII).

Les appareils que nous avons employés ont été décrits dans le chapitre II : ce sont l'appareil à cloche, l'appareil à étuve munie d'une fenêtre et l'appareil à renouvellement d'air continu.

La condition la plus importante à maintenir constante était la température qui devait être indiquée, non par le thermomètre de l'étuve, mais par un thermomètre sensible placé au milieu des Champignons; en outre, le réservoir du thermomètre recevait en même temps que les végétaux la lumière diffuse éclairant la fenêtre de l'étuve.

D'ailleurs, lorsqu'il s'agit de la lumière diffuse, cette condition du maintien de la température à l'état constant est facile à obtenir.

Les expériences comparées étaient donc faites à la même température, au même état hygrométrique (air saturé), à la même pression initiale (pression atmosphérique), pendant le même temps. Les expériences ont toujours été faites sur les *mêmes Champignons*. On croisait les expériences, c'est-à-dire qu'on exposait alternativement les mêmes individus de la même espèce à l'obscurité et à la lumière diffuse, les autres conditions restant invariables.

1° MÉTHODE DE L'AIR CONFINÉ.

1° *Influence de la lumière diffuse sur le dégagement d'acide carbonique.* — En opérant de la manière que nous venons

d'indiquer sur les espèces suivantes : *Polyporus versicolor*, *Trametes suaveolens*, *Agaricus campestris*, *Agaricus velutipes*, *Agaricus conchatus*, *Telephora tremelloides*, *Phycomyces nitens*, soit avec l'appareil à cloche, soit avec l'appareil à étuve, le résultat a toujours été le même.

Le dégagement d'acide carbonique est moins grand, toute autre condition égale d'ailleurs, à la lumière qu'à l'obscurité.

Ce résultat a toujours été le même dans les vingt-six séries d'expériences que nous avons faites à ce sujet, et dont les principales sont relatées sur les tableaux IX, X *bis*, et XI ci-joints.

TABLEAU N° IX. — VARIATIONS DU DÉGAGEMENT D'ACIDE CARBONIQUE, SOUS L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE DIFFUSE.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.		DURÉE DE L'EXPÉRIENCE.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 33.	*Polyporus versicolor* (appareil à cloche).............		1h »	Lumière.......	17°,5	4,2
				Obscurité......	17°,5	4,7
				Lumière intense	17°,5	3,2
N° 34.	*Polyporus versicolor* (appareil à cloche).............		2h »	Lumière.......	16°,5	2.3
				Obscurité......	16°,5	3,5
N° 35.	*Agaricus velutipes* (Appareil à cloche)............		2h »	Lumière.......	14°	1,0
				Obscurité......	14°	1,6
			3h »	Obscurité......	12°	3,2
				Lumière.......	12°	2,0
				Obscurité......	12°	3,4
N° 36.	*Agaricus conchatus* (appareil à cloche)............		3h »	Obscurité......	15°	3,0
				Lumière.......	15°	1,3
				Obscurité......	16°	2,9
N° 37.	*Agaricus campestris* (appareil à étuve)..	Volume initial = 730cc	2h 30	Lumière.......	10°	1,5
				Obscurité.	10°	2,2
		Volume initial = 1130cc	3h »	Lumière.......	12°	1,8
				Obscurité......	12°	2,3
				Lumière.......	12°	1,4

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites dans une atmosphère saturée d'humidité.

Citons, par exemple, les quatre dernières expériences croisées de la série 42 (tableau X).

TABLEAU N° X. — VARIATIONS DU DÉGAGEMENT D'ACIDE CARBONIQUE SOUS L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE DIFFUSE (*Suite*).

	SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	APPAREILS EMPLOYÉS.		DURÉE DE L'EXPÉRIENCE.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
Agaricus campestris.	N°s 38	Appareil à manchon d'eau...		2h » 2h » 2h »	Lumière....... Obscurité....... Lumière	8° 8° 8°	1,9 2,4 1,8
	39	Appareil à cloche (Agarics croissant sur leur substratum).....................		2h 15 2h 15 2h 15	Lumière....... Lumière....... Obscurité.......	17° 17° 17°	3,7 3,5 4,9
	40	Appareil à cloche (Agaricus croissant sur leur substratum).....................		3h » 3h »	Lumière....... Obscurité......	16°,1 16°,2	3,0 4,1
	41	Appareil à cloche (les mêmes Agarics se développant normalement sur leur substratum sont étudiés à des jours successifs)	1er jour... 2e jour... 3e jour... 4e jour...	2h » 2h » 2h 15 2h 15 3h » 3h » 3h » 3h »	Lumière intense Obscurité...... Lumière intense Obscurité...... Lumière....... Obscurité...... Obscurité...... Lumière.......	17° 17° 17° 18° 17° 17° 16°,5 18°	2,5 3,5 2,7 4,2 4,5 5,7 4,5 3,6
	42	Appareil à manchon d'eau...		0h 35 0h 35 1h » 1h » 1h » 1h »	Lumière....... Obscurité...... Lumière....... Obscurité...... Lumière....... Obscurité......	17° 18° 18° 18° 18° 18°	0,5 0,7 7,3 9,7 8,2 9,1

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites dans une atmosphère saturée.

TABLEAU N° XI. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION A LA LUMIÈRE DIFFUSE.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.	O POUR 100 absorbé.	$\frac{CO^2}{O}$
N° 43.	*Polyporus versicolor* (appareil à cloche)........	Lumière.......	1h »	17°,5	»	5,2	»
		Obscurité......	1h »	17°,5	»	6,3	»
		Lumière intense	1h »	17°,5	»	4,5	»
N° 44.	*Agaricus campestris* (appareil à cloche)......	Lumière.......	3h »	16°	2,1	4,0	0,52
		Obscurité......	3h »	16°	2,8	4,8	0,59
		Obscurité......	3h »	16°	2,5	4,4	0,58
N° 45.	*Telephora tremelloides* (appareil à cloche)......	Lumière.......	3h »	6°	1,4	1,9	0,7
		Obscurité......	3h »	6°	1,8	3,3	0,6
N° 46.	*Agaricus campestris* (appareil à manchon d'eau).	Lumière.......	3h »	12°	»	4,6	»
		Obscurité......	3h »	12°	»	4,7	»
		Lumière.......	3h »	12°	»	4,4	»
N° 47.	*Phycomyces nitens*	Lumière.......	2h 30	13°	4,50	3,70	1,1
		Obscurité	2h 30	13°	6,10	5,56	1,1
N° 48.	*Phycomyces nitens*	Lumière.......	2h »	19°,5	2,75	2,80	1,0
		Obscurité......	2h »	19°,3	3,14	3,01	1,0

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCE ÉTUDIÉE.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 49.	*Agaricus campestris* (un échantillon dans un volume d'air relativement grand)...............	Lumière diffuse (de 6 h. du matin à 6 h. du soir)....	12h	16° à 18°	1,5
		Obscurité (de 6 h. du soir à 6 h. du matin).........	12h	16° à 18°	2,2

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites dans une atmosphère saturée.

Elles sont relatives au Champignon de couche et ont été faites avec l'appareil à étuve, à la température constante de 18 degrés dans l'air saturé.

Chaque expérience a duré une heure.

On a trouvé dans ces conditions :

Série n° 42.	Lumière diffuse............. CO^2 % dégagé =	7,3
	Obscurité..................................	9,7
	Lumière diffuse..............................	8,2
	Obscurité..................................	9,1

Parmi toutes ces expériences, nous signalerons celles de la série n° 41, qui ont été faites avec les mêmes Champignons munis d'un mycélium abondant sur le substratum. Ces Champignons se sont développés entièrement dans l'appareil, sans altération ni mélange avec des moisissures ou des bactéries. Des expériences de contrôle ont démontré pour cette série, comme nous l'avons déjà dit (au chapitre III), que le substratum n'avait par lui-même, ou par les organismes qu'il peut renfermer, aucune influence sensible sur le résultat des échanges gazeux.

2° *Influence de la lumière diffuse sur l'absorption d'oxygène.* — Les résultats relatifs à l'action de la lumière diffuse sur l'absorption de l'oxygène sont inscrits sur les tableaux n°s XI et XI *bis*.

On voit, au premier coup d'œil, qu'ils sont les mêmes que ceux relatifs au dégagement de l'acide carbonique.

Citons, par exemple, les expériences suivantes faites sur le *Polyporus versicolor* à 17°,5, dans l'air saturé, pendant une heure chacune.

Série n° 43.	Lumière diffuse............... O % absorbé =	5,2
	Obscurité..................................	6,3
	Lumière diffuse intense........................	4,5

Ainsi, comme dans les expériences que nous avons déjà citées, l'influence exercée sur le dégagement d'acide carbonique s'exerce de la même manière sur l'absorption d'oxygène.

L'absorption d'oxygène est moins grande, toute autre condition égale d'ailleurs, à la lumière qu'à l'obscurité.

On peut remarquer, en outre, par les expériences des séries nos 44, 45, 47 et 48, où les dosages de l'acide carbonique et de l'oxygène ont été faits simultanément, que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ ne semble pas modifié d'une manière importante par l'influence de la lumière. Nous nous proposons de faire sur cette question des recherches spéciales.

TABLEAU Nc XI *bis*. — *Agaricus campestris*. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION SOUS L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE DIFFUSE.

ÉCLAIREMENT.	DURÉE	TEMPÉRATURE.	VOLUME INITIAL (exprimés en divisions de l'appareil à analyse)	RÉSIDU après l'action de la potasse (exprimés en divisions de l'appareil à analyse)	RÉSIDU après l'action du pyrogallate de potasse (exprimés en divisions de l'appareil à analyse)	CO^2 POUR 100.	O POUR 100.	Az POUR 100.	CO^2 DÉGAGÉ POUR 100.	O ABSORBÉ POUR 100.
Obscurité.	2h	11°	736,5	735	584	0,20	20,50	79,29	3,26	6,00
		10°,5	737,5	712	601	3,46	15,05	81,48		
Lumière. .	2h	11°	722	716	571	0,83	20,25	78,91	2,54	5,34
		10°,75	728,5	704	590	3,36	15,67	81,96		
Obscurité.	2h	11°,5	740	734,5	582	0,74	20,60	78,65	3,43	5,79
		11°	706,5	677,0	569	4,17	15,52	80,52		

2° MÉTHODE DE L'AIR A RENOUVELLEMENT CONTINU.

Les résultats qui précèdent ont été obtenus par la méthode de l'atmosphère confinée. Quoique nous ayons opéré dans des conditions où la respiration normale n'est pas altérée (voyez page 258), il nous a paru utile, pour répondre à toutes les objections, de contrôler les résultats trouvés par une méthode toute différente. Pour cela, nous avons employé l'appareil décrit plus haut (page 236), dans lequel les Champignons sont entourés d'air constamment renouvelé. D'ailleurs, pour contrôler aussi le mode d'analyse des gaz, nous avons remplacé l'analyse volumétrique avec la potasse et l'acide pyrogallique par le procédé des liqueurs titrées. L'acide car-

bonique a été dosé par la baryte titrée qui permet d'apprécier le poids de ce gaz à 1 milligramme près.

TABLEAU N° XII. — VARIATIONS DU DÉGAGEMENT DE L'ACIDE CARBONIQUE SOUS L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE DIFFUSE (appareil à courant d'air continu).

Agaricus campestris.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	POIDS INITIAL DES CHAMPIGNONS.	DURÉE.	VOLUME D'AIR PASSÉ exprimé en litres.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	TEMPÉRATURE.	CO^2 DÉGAGÉ en milligrammes.
N° 50.	300g	0h 45 0h 45 0h 45	1l,07 1l,07 1l,05	Obscurité............ Lumière............. Obscurité............	22°,5 23°,0 23°,0	451m,25 385m,60 446m,40
N° 51.	300g	0h 30 0h 30 0h 30 0h 30	2l,7 2l,6 2l,6 2l,6	Lumière............. Lumière............. Obscurité............ Lumière.............	27°,5 29°,0 29°,0 30°,0	404m,70 398m,20 415m,00 400m,60
N° 52.	»	4h » 4h »	2l,7 2l,6	Lumière............. Obscurité............	20°,0 20°,0	134m,00 147m,00
N° 53.	»	3h » 3h »	5l,8 5l,7	Lumière............. Obscurité............	20°,0 20°,0	50m,60 61m,60
N° 54.	68g	2h 30 2h 30 2h 30	6l,6 6l,1 6l,8	Obscurité............ Lumière .... Obscurité............	27°,0 27°,0 26°,0	452m,20 403m,90 445m,40
N° 55.	»	2h » 2h » 2h » 2h »	9l,05 9l,05 9l,05 9l,05	Obscurité............ Lumière............. Obscurité............ Lumière peu intense..	22°,5 22°,5 22°,5 22°,5	52m,80 39m,60 52m,80 46m,20
N° 56.	»	3h » 3h »	1l,8 1l,8	Lumière............. Obscurité............	22°,0 22°,0	84m,70 64m,50
N° 57.	»	4h » 4h »	1l,8 1l,8	Obscurité .... Lumière.............	21°,5 21°,5	89m,1 82m,5

Le tableau n° XII donne les résultats de huit séries d'expériences faites avec le Champignon de couche ; ils confirment, on le voit, ceux qui ont été obtenus par la première méthode.

Citons, notamment, les résultats suivants (série n° 55) :

		POIDS DE CO^2 Milligr.
Poids d'acide carbonique dégagé dans les mêmes conditions de durée, de renouvellement d'air et de température par les mêmes Champignons	Obscurité	52,8
	Lumière	39,6
	Obscurité	52,8
	Lumière peu intense	46,2

3. CONCLUSION.

Nous pouvons déduire de ce qui précède la conclusion suivante :

La lumière diffuse diminue l'intensité de la respiration des Champignons, toutes les autres conditions étant égales d'ailleurs.

Cette action retardatrice est plus ou moins énergique suivant l'intensité de la lumière diffuse, mais elle a été constatée dans tous les cas étudiés.

IX

INFLUENCE DE LA NATURE DES RADIATIONS SUR LA RESPIRATION.

La lumière diffuse ayant, comme on vient de le démontrer, une action sur la respiration, il y a lieu de chercher si les diverses radiations influent de la même manière sur ce phénomène. Les quelques expériences par lesquelles nous avons tenté de résoudre cette question ont été faites suivant deux méthodes différentes, celle des écrans absorbants et celle du spectre.

1. MÉTHODE DES ÉCRANS ABSORBANTS.

1° *Bichromate de potasse et liquide cupro-ammoniacal.*

La figure 7, planche 19, représente l'appareil employé. Les Champignons soumis à l'expérience étaient placés dans un récipient à doubles parois. Entre ces parois, on versait le

liquide coloré qui formait ainsi un manchon continu tout autour des Champignons, interceptant, pour une épaisseur déterminée, certaines radiations lumineuses et laissant passer les autres. L'appareil double était fermé par un couvercle opaque et reposait sur une planche, de façon que toute la lumière diffuse qui parvenait aux végétaux avait traversé le liquide coloré.

On sait que le spectre lumineux peut être décomposé en deux régions par des dissolutions de bichromate de potasse d'une part et d'azotite de cuivre dans l'ammoniaque d'autre part (liquide cupro-ammoniacal).

TABLEAU N° XIII. — Variations de la respiration avec la nature des radiations (liquides colorés).

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	LUMIÈRE PASSANT A TRAVERS LE :	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 58.	*Agaricus campestris*.......	Bichromate de potasse	1h »	17°,5	6,7
		Liquide cupro-ammoniacal............	1h »	17°,5	8,6
N° 59.	*Agaricus campestris*.......	Liquide cupro-ammoniacal.............	1h »	16°,0	1,3
		Bichromate de potasse	1h »	16°,5	1,1
N° 60.	*Agaricus campestris*.......	Bichromate de potasse	1h »	15°,0	1,6
		Liquide cupro-ammoniacal.............	1h »	15°,5	2,8
N° 61.	*Agaricus campestris*.......	Liquide cupro-ammoniacal.............	1h »	17°,0	2,8
		Bichromate de potasse	1h »	15°,0	2,7
N° 62.	*Agaricus campestris*.......	Bichromate de potasse	2h »	21°,0	2,4
		Liquide cupro-ammoniacal.............	2h »	19°,0	2,7

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites avec l'appareil à manchon de liquide coloré et dans une atmosphère saturée d'humidité.

La première région comprend les radiations rouges et jaunes que laisse passer le bichromate de potasse.

La seconde région comprend le vert, le bleu, l'indigo et une partie du violet que laisse passer le liquide cupro-ammoniacal.

Il est essentiel de s'assurer, par une expérience préalable, que le degré de concentration de la dissolution et l'épaisseur de liquide traversé sont tels que la radiation dont nous venons de parler traverse seule le liquide absorbant. Pour cela, on examine des liquides de divers degrés de concentration et on étudie, pour une épaisseur donnée, en les plaçant devant un spectre, les radiations qui traversent le liquide coloré

Les résultats de ces expériences, qui sont inscrits sur le tableau n° XIII (séries 58, 59, 60, 61, 62), indiquent que la région bleue du spectre est plus favorable à la respiration que la région jaune (1).

Ainsi les différentes radiations ont bien réellement une action différente sur la respiration, et tous les résultats acquis au sujet de l'influence de la nature des radiations sur l'assimilation chlorophyllienne sont sans doute à modifier parce que l'action inverse n'est pas constante. Il ressort de ces expériences que :

Les rayons lumineux les moins réfrangibles retardent le phénomène respiratoire par rapport aux rayons lumineux les plus réfrangibles.

2° *Étude de la respiration sous l'influence de la lumière qui a traversé une dissolution de chlorophylle.*

Dans d'autres séries d'expériences, nous avons remplacé les liquides absorbants par une dissolution alcoolique de chlorophylle; le spectre de cette dissolution d'une concentration déterminée avait été étudié à l'avance.

Pour chaque série d'expériences on comparait l'action de la lumière ayant traversé cette dissolution de chlorophylle : 1° à

(1) M. Pringsheim (*loc. cit.*) avait déjà indiqué que les rayons bleus et violets détruisaient le protoplasma plus rapidement que les autres, et il a attribué cette destruction plus rapide à une combustion due à un phénomène respiratoire intense.

celle de la lumière ayant traversé l'alcool sans chlorophylle ; 2° à celle de l'obscurité.

Les résultats sont indiqués dans le tableau n° XIV (séries 63, 64, 65).

On voit que *la lumière qui a traversé la dissolution de chlorophylle agit sensiblement comme l'obscurité.*

Dans la série n° 65 on a croisé les expériences avec celles faites avec le bichromate de potasse, pour mettre en évidence l'action retardatrice des rayons lumineux les moins réfrangibles.

TABLEAU N° XIV. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION AVEC LA LUMIÈRE AYANT TRAVERSÉ UNE DISSOLUTION DE CHLOROPHYLLE.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 63.	*Polyporus versicolor*.......	Lumière à travers une dissolution alcoolique de chlorophylle	2h »	21°,0	4,6
		Obscurité...........	2h »	20°,5	4,5
		Lumière à travers l'alcool (sans chlorophylle)............	2h »	19°,5	3,0
N° 64.	*Polyporus versicolor*.......	Lumière à travers l'alcool (sans chlorophylle)............	2h »	18°,5	2,2
		Lumière à travers une dissolution alcoolique de chlorophylle.....	2h »	18°,5	2,9
		Obscurité..........	2h »	18°,5	3,4
N° 65.	*Agaricus campestris*.......	Dissolution alcoolique de chlorophylle....	1h »	17°,5	2,3
		Obscurité...........	1h »	17°,5	2,3
		Bichromate de potasse	1h »	17°,0	1,4
		Obscurité...........	1h »	17°,0	2,1

N. B. — Toutes ces expériences ont été faites avec l'appareil à manchon de liquide et dans une atmosphère saturée d'humidité.

2. MÉTHODE DU SPECTRE.

1° *Description de l'appareil.* — Les résultats que l'on vient de voir, concernant l'influence exercée sur la respiration des Champignons par la lumière tamisée au moyen des liquides colorés, méritaient d'être confirmés par une autre méthode.

Nous avons songé à employer le spectre solaire et, sans nous proposer une étude complète de la radiation que nous réservons pour un prochain mémoire, nous avons séparé le spectre en deux régions : l'une, peu réfrangible, comprenant les rayons rouge orangé et jaune, correspondant à la lumière que laisse passer la solution de bichromate de potasse ; l'autre, très réfrangible, comprenant les rayons verts, bleus, indigo, et correspondant à la lumière teintée par le liquide cupro-ammoniacal.

Voici la disposition que nous avons adoptée.

Un héliostat immobilise, dans une chambre noire, un faisceau de lumière solaire. Ce faisceau tombe sur un écran E (Pl. 18, fig. 6) portant un diaphragme à fente. La portion de ce faisceau qui traverse la fente tombe sur une lentille L. Un peu en avant du foyer principal de cette lentille se trouvent deux prismes en flint p et p' sur lesquels le faisceau lumineux contracté vient tomber; il traverse ces prismes préalablement placés dans la position du minimum de déviation et forme à la sortie du prisme p' un spectre très étalé.

Au foyer conjugué du diaphragme se trouve un écran muni d'une fente mobile F par laquelle on peut laisser passer tout ou partie du spectre.

Cet écran constitue l'une des faces d'une caisse B, en bois ou en carton noirci, qui renferme le récipient dans lequel on a placé les Champignons. La caisse repose ainsi que l'appareil à prises P sur une planchette *dd* qui peut se mouvoir sur deux rails au moyen de galets *gg*; cette disposition permet, quand on a fixé le spectre, de déplacer le chariot devant celui-ci et de faire pénétrer dans la caisse tels ou tels rayons lumineux.

Le récipient dans lequel se trouvent placés les Champi-

gnons se compose (Pl. 18, fig. 6 *bis*) d'un tube de 3 centimètres de diamètre environ sur une longueur de 12 centimètres, égale à la hauteur du spectre. Ce tube est fermé à sa partie supérieure par un bouchon que traversent un thermomètre *t* et un tube étroit *a;* sa partie inférieure est également fermée par un bouchon traversé par un tube *b*. On remplit ce tube d'un poids connu de Champignons, et après l'avoir fermé on le place dans une étuve E qu'on peut maintenir, au moyen d'un courant d'eau, à une température constante, mesurée au moyen du thermomètre *t'*.

A l'appareil que nous venons de décrire sont annexés les divers accessoires dont nous avons déjà parlé à propos de l'appareil à cloche. Ce sont : un manomètre à air libre et un cathétomètre pour évaluer les différences de niveau; un aspirateur permettant de faire circuler dans le récipient contenant les Champignons un courant d'air qui est préalablement saturé d'humidité; un flacon laveur contenant de l'eau.

2° *Résultats*. — Nous avons réalisé avec l'appareil précédent un certain nombre d'expériences pour connaître l'influence qu'exercent, sur la respiration, les deux moitiés du spectre.

TABLEAU N° XV. — VARIATIONS DE LA RESPIRATION AVEC LA NATURE DES RADIATIONS (méthode du spectre).

Agaricus campestris. — Poids initial : 33 grammes.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 66.	Vert et bleu.......	Une heure.	30°,0	4,12
	Jaune et rouge.....	Une heure.	30°,0	3,30
	Vert et bleu.......	Une heure.	30°,0	4,04
	Jaune et rouge.....	Une heure.	30°,0	3,38
	Vert et bleu.......	Une heure.	30°,0	4,26
	Obscurité.	Une heure.	30°,0	4,31

Agaricus campestris. — Poids initial : 33 grammes.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	DURÉE	TEMPÉRATURE.	CO^2 POUR 100 dégagé.
N° 67.	Rouge et jaune.....	Une heure.	14°,0	0,88
	Vert et bleu.......	Une heure.	14°,0	1,66
	Obscurité..........	Une heure.	14°,0	1,72

Elles ont fourni des résultats concordants, et en consultant le tableau n° XV on voit qu'ils confirment ceux que nous avions obtenus par l'emploi des liquides colorés.

Dans les expériences de la série n° 66, la quantité d'acide carbonique dégagée est en moyenne et pour une heure :

Pour les rayons jaunes et rouges.............. 3,35 %
Pour les rayons bleus et verts................ 4,15 %

3. Conclusions.

Nous pouvons donc conclure des expériences faites par la méthode des liquides absorbants et par celle du spectre :

1° *Les radiations de réfrangibilité différente ont une influence variable sur la respiration.*

2° *Les radiations les plus réfrangibles (vert et bleu) produisent dans les mêmes conditions un dégagement d'acide carbonique plus grand que les radiations les moins réfrangibles (jaune et rouge).*

DEUXIÈME PARTIE.

TRANSPIRATION

I. — Introduction.

A notre connaissance, il n'a été publié aucun travail sur la transpiration des Champignons. Nous croyons cependant utile de rappeler en quelques mots les derniers résultats obtenus sur l'étude de la transpiration en général. L'influence de la lumière sur la transpiration a été examinée par un grand nombre d'auteurs (1). Dans le travail classique de M. Wiesner, le savant physiologiste viennois montre que la chlorophylle joue un rôle important dans la transpiration des plantes vertes. Il attribue même à l'absorption de la lumière par la chlorophylle, et à la transformation des radiations lumineuses absorbées en radiations calorifiques, l'effet de cette influence.

Les expériences relatives à l'influence de la lumière sur la transpiration des végétaux sans chlorophylle ont, par suite, un grand intérêt. C'est pourquoi nous avons cru devoir en faire un grand nombre, et par plusieurs méthodes, sur diverses espèces de Champignons.

M. Dehérain a trouvé, dans les plantes étiolées, que la lumière a une influence favorable sur la transpiration, quoique bien moins énergique que lorsqu'on opère avec les plantes vertes. Mais dans les plantes étiolées, la chlorophylle se forme

(1) Voy. Burgerstein, *Ueber der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration*, 1876.— Daubeny, *Phil. Trans.*, 1836, I, p. 159. — Miquel, *Ann. sc. nat.*, 1839, 2e série, t. II, p. 13. — Baranetzky, *Bot. Zeit.*, 1872, p. 97. — Wiesner, *Unters. über d. Einfluss des Lichtes und d. Strahl wärm, auf die Transpiration*, 1876. *Wien. Ak.*, t. 74, Abth. I. — Dehérain, *Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XII, etc. — Vesque, *Ann. sc. nat.*, 6e série, t. VI, p. 201. — Leclerc, *Sur la transpiration des végétaux* (*Ann. sc. nat.*, 1883).

avec une extrême rapidité lorsqu'on les expose à la lumière solaire et il y a là une cause d'erreur qui disparaît lorsque l'on opère avec les Champignons.

Nous avons aussi vérifié, pour ces végétaux sans chlorophylle, l'influence favorable de l'accroissement de température et l'influence défavorable de l'augmentation dans l'état hygrométrique de l'air.

D'ailleurs, chez les Champignons, la transpiration est une fonction très importante, à cause de l'énorme quantité d'eau qu'ils contiennent. On s'en rendra compte par l'exemple suivant : des échantillons d'*Agaricus sulfureus*, venant d'être cueillis, pesaient 66gr,930. Desséchés à l'étuve, ils ne pesaient plus que 7gr,188. Ils contenaient donc 88 pour 100 d'eau.

C'est pour toutes ces raisons qu'il nous a semblé utile de nous occuper d'une fonction dont l'étude, chez ce grand groupe de végétaux, a été négligée par les physiologistes.

II. — MÉTHODES ET APPAREILS.

Pour étudier la transpiration, nous avons employé deux méthodes.

La première consiste à placer des Champignons dans un milieu à température constante et dont l'état hygrométrique est constant, en faisant varier les conditions d'éclairement et en évaluant, après chaque expérience de durée égale, la perte de poids due à la transpiration : c'est la *méthode des pesées*.

La seconde méthode consiste à mesurer la quantité d'eau que les Champignons absorbent pour remplacer celle qu'ils ont transpirée : c'est la *méthode d'absorption*.

1° MÉTHODE DES PESÉES.

On prend un poids déterminé d'Agarics ou de Polypores et on les place dans un espace dont l'état hygrométrique est connu et dont la température est constante ; au bout d'un temps plus ou moins long, une heure par exemple, on note la

perte de poids qu'ils ont subie ; elle représente le poids de l'eau transpirée. On peut alors exposer les mêmes Champignons successivement à l'obscurité et à la lumière diffuse, et obtenir les poids d'eau transpirée dans ces deux conditions. Quand on opère avec des Champignons détachés de leur substratum, la perte de poids due à la température diminue régulièrement, toutes choses égales d'ailleurs, pour le même poids.

Aussi, quand on veut connaître l'influence de l'obscurité et de la lumière sur ce phénomène, ne doit-on comparer entre elles que des expériences de courte durée, et croisées. D'ailleurs, pour supprimer complètement cette cause d'erreur, nous avons opéré avec des Champignons encore fixés à leur substratum. Des fragments de bûches couvertes de Polypores étaient détachés pour servir à nos expériences. Le Champignon de couche reposait sur le fumier où s'était produit son développement.

Le procédé opératoire est toujours le même, mais une nouvelle cause d'erreur est introduite : le substratum, bois ou fumier, saturé d'eau, évapore une certaine quantité de ce liquide et vient troubler les résultats obtenus.

Afin d'éliminer les perturbations dues à la transpiration du substratum, nous avons employé, avec l'Agaric, la disposition suivante (Pl. 20, fig. 14) : la plante était avec le fumier contenant le mycélium, fixée dans un pot en terre vernissée; une plaque de verre coupée en deux moitiés venait le fermer hermétiquement en ne laissant passer que le pied de l'agaric ; on procédait alors comme il a été dit plus haut.

Pour les Polypores fixés en grand nombre sur une bûche, nous avons recouvert le bois d'un enduit imperméable dans les endroits dépourvus de Polypores. Les vernis à l'essence de térébenthine ne nous ont donné aucun résultat, à cause des vapeurs d'essence qu'ils répandent pendant leur dessiccation, et qui nuisent à la plante. Nous avons été plus satisfait d'un vernis à la gélatine. D'ailleurs, il ne faut pas s'exagérer l'importance de cette évaporation du substratum ; c'est un simple phénomène physique qui est indépendant de l'éclairement et

qui constitue une constante dans les résultats fournis par la transpiration à la lumière et à l'obscurité.

2° MÉTHODE DE L'ABSORPTION.

a. *Polyporus* et *Telephora*. — 1. *Description de l'appareil.* — La bûche couverte des Polypores ou des Téléphores destinés aux expériences est percée (Pl. 20, fig. 12) de deux trous : l'un latéral, où l'on engage un tube *t* fermé par un bouchon ; l'autre inférieur, dans lequel s'engage le tube *ba*. L'extrémité *b* est munie d'un robinet à trois voies *r* qui se continue lui-même par un tube *cd* calibré. La branche verticale du robinet à trois voies communique par un tube en caoutchouc avec un flacon F contenant de l'eau et placé à un niveau plus élevé que la bûche. Le tube calibré doit être placé à la hauteur de la partie inférieure de la bûche pour éviter une pression d'eau dans l'appareil pendant la durée des expériences.

2. *Montage de l'appareil.* — On commence par vernir avec soin toute la surface de la bûche dépourvue de Champignons ; puis, en plaçant le robinet *r* dans la position n° 1, on fait arriver l'eau du flacon dans la bûche en maintenant le tube *t* ouvert. Cette opération a pour but d'imbiber uniformément la bûche. L'imbibition est terminée quand l'eau s'écoule par le tube *t*. On ferme alors celui-ci et on s'assure qu'il n'existe aucune fuite d'eau. Puis on place le robinet dans la position n° 2 pour remplir d'eau le tube calibré jusqu'à un niveau déterminé d'avance. En tournant le robinet dans la position n° 3, l'appareil est prêt à fonctionner.

3. *Fonctionnement de l'appareil.* — Avant de faire fonctionner l'appareil, on doit s'assurer que l'absorption d'eau que l'on constate dans le tube est due à la transpiration et non à l'imbibition ; pour cela, la bûche étant placée dans des conditions extérieures constantes, on doit à des intervalles très différents mesurer, pour des temps égaux, des absorptions égales. Nous avons toujours obtenu ce résultat au bout d'un

certain temps; c'est à ce moment seulement que nous avons commencé nos expériences.

Voici comment elles étaient conduites : un écran noirci couvrant la bûche permettait de la placer dans l'obscurité; on notait l'absorption d'eau dans un temps donné (de cinq en cinq minutes par exemple). Puis, soulevant l'écran de façon à exposer les Polypores à la lumière diffuse, on notait pour le même temps l'absorption d'eau.

Les expériences étaient croisées et on n'a tenu compte que de celles où la température extérieure et l'état hygrométrique étaient constants. De plus, on a toujours eu soin de ramener, pour chaque expérience à la lumière ou à l'obscurité, le niveau de l'eau à un même repère.

b. *Agarics.* — L'appareil employé pour étudier l'eau absorbée par les Agarics était semblable au précédent. Des échantillons volumineux d'*Agaricus conchatus* ont servi dans nos expériences. Le pied d'une de ces espèces était engagé dans un tube de verre conique *a* (Pl. 20, fig. 13) et mastiqué soigneusement dans ce tube.

Le tube *a* communique par sa pointe avec un tube coudé *b* qui se termine par un tube capillaire *cd*. Le Champignon étant rempli d'eau ainsi que les tubes, on réalise les expériences comme nous venons de l'indiquer pour les Polypores.

III. — Expériences de contrôle et d'essai.

Pour donner aux résultats que nous avons obtenus au moyen des appareils précédents une grande précision, nous avons institué un certain nombre d'expériences d'essai et de contrôle :

1° Étude de l'absorption comparée à la transpiration;

2° Erreurs dues à l'évaporation ;

3° Influence de l'âge des Champignons et influence individuelle;

4° Influence de la température et de l'état hygrométrique de l'air;

5° Limite d'erreur des appareils.

1° *Étude de l'absorption comparée à la transpiration.* — Les résultats de nos recherches sur la transpiration devant être confirmés par la méthode des pesées et la méthode d'absorption, il était indispensable de s'assurer que la quantité d'eau absorbée est dans des conditions extérieures et intérieures constantes, toujours égale à la quantité d'eau perdue par transpiration.

A cet effet, nous avons disposé une bûche garnie de Polypores, comme cela est indiqué en *A* (Pl. 20, fig 12). Après avoir imbibé la bûche uniformément par l'eau, nous l'avons pesée et, en même temps, nous avons marqué le niveau de l'eau dans le tube calibré. Au bout d'un certain temps, la bûche a accusé une perte de poids due à l'eau transpirée, et le tube calibré nous a fourni la quantité d'eau absorbée. Nous avons trouvé que la quantité d'eau perdue par transpiration, au bout d'un certain temps, était égale à celle qu'il fallait introduire dans le tube calibré pour ramener l'eau de l'appareil au niveau primitif.

Quand l'égalité avait lieu entre le poids d'eau absorbée et le poids d'eau transpirée, la diminution de volume dans le tube capillaire était constante pour des conditions extérieures identiques. C'est toujours à partir de ce moment que nous avons commencé les expériences.

Nous pouvons donc conclure d'après cela *que la méthode d'absorption et la méthode des pesées fournissent des résultats comparables pour l'étude de l'eau transpirée.*

2° *Erreurs dues à l'évaporation.* — Nous avons dû nous préoccuper de montrer que l'eau absorbée et la perte de poids subie par les Champignons étaient dues à la transpiration de ces plantes, et non à une simple évaporation comparable à celle qui s'opère dans les corps poreux imprégnés d'humidité.

Après avoir fait un grand nombre d'expériences avec une bûche couverte de Polypores, dans les conditions les plus diverses, nous avons laissé périr les Champignons et nous avons repris avec la même bûche les expériences sur l'absorption d'eau.

On trouve les résultats de ces expériences au tableau XVI, série n° 70. L'absorption de l'eau a été, pour des temps égaux, la température et l'état hygrométrique étant constants :

Lumière..........	24,1
Obscurité.........	24,2
Lumière..........	24,0

On voit que, dans ces conditions, les Champignons étant morts nous présentent le phénomène de l'évaporation indépendant de l'éclairement ; en effet, les mêmes plantes vivantes avaient donné, pour l'eau transpirée dans des temps égaux :

Lumière..........	31,3
Obscurité.........	26,7

Nous avons aussi employé une bûche dépouillée de Champignons, imbibée d'eau et disposée comme l'indique l'appareil de la figure 12, planche 20.

Elle a fourni une quantité d'eau absorbée (tableau XVI, n° 71).

Lumière..........	22,1
Obscurité.........	22,0

On voit par ces expériences que le phénomène dont nous avons entrepris l'étude est une fonction de la vie des plantes et disparaît avec leur mort.

3° *Influence de l'âge des Champignons et influence individuelle.* — 1. *Influence individuelle.* — Il était intéressant de connaître si des poids de Champignons de la même espèce exhalent des quantités d'eau proportionnelles à leurs poids respectifs. Voici les résultats d'une des expériences de contrôle que nous avons faites.

Deux lots de Champignons pesant l'un :

A : 114gr,37
B : 108gr,82

ont perdu, à l'obscurité, dans les mêmes conditions extérieures :

A : 0gr,320
B : 0gr,150

Le rapport entre le poids total des Champignons et l'eau transpirée est alors :

Lot A = 0,0028
Lot B = 0,0013

On voit donc qu'il n'existe, pour des individus différents placés dans des conditions extérieures identiques, aucune proportionnalité entre la quantité d'eau transpirée et le poids total.

Ces expériences montrent qu'on ne peut employer pour étudier la transpiration des poids égaux d'individus différents, puisque les variations individuelles sont égales ou supérieures à celles que provoquent les changements survenus dans les conditions extérieures.

2. *Influence de l'âge.* — Il reste à étudier l'influence de l'âge, pour connaître les variations que subit la transpiration chez un même individu aux différents instants de sa vie, et pour établir dans quelles limites nous pourrons comparer les expériences entreprises sur la transpiration. Voici les résultats d'un certain nombre d'expériences faites pour étudier l'influence de l'âge.

Un poids de 494 grammes de Champignons (Agarics très jeunes) a perdu en deux heures, 4 *grammes d'eau*. Les mêmes Champignons âgés ont exhalé, dans le même temps, 1 *gramme d'eau*.

Dans une autre série d'expériences, nous avons obtenu les résultats suivants :

ESPÈCES ÉTUDIÉES.	DURÉE de l'expérience.	PERTE DE POIDS.	TEMPÉRATURE.	ÉTAT HYGROMÉTRIQUE.
Agarics jeunes (où l'on ne voit pas les lames)..	2h30	6gr,00	17°	88
Agarics âgés (chapeaux étalés)...............	2h30	2gr,00	17°	80

Le *Polyporus versicolor* disposé pour mesurer l'absorption d'eau nous a donné les résultats suivants :

ESPÈCES ÉTUDIÉES.	DURÉE de l'expérience.	ABSORPTION.	TEMPÉRATURE.	ÉTAT HYGROMÉTRIQUE.
Polypores jeunes........	0h15	26gr,7	18°	69
Polypores âgés.........	0h15	9gr,2	18°	71

On voit ainsi que l'âge des végétaux mis en expérience exerce une influence notable sur leur transpiration.

Nous avons évité les causes d'erreur dues à cette influence, en ne comparant entre elles que des expériences de courte durée, et surtout des expériences croisées.

4° Influence de la température et de l'état hygrométrique de l'air. — Nous avons naturellement trouvé que la transpiration, toutes choses égales d'ailleurs, augmente, d'une part, avec la température, et que, d'autre part, elle augmente aussi à mesure que l'état hygrométrique diminue. Nous avons cherché à déterminer quelles sont les oscillations dans la température, et dans l'état hygrométriques qui n'ont pas d'influence sensible sur les résultats obtenus.

Ces oscillations sont, au maximum, de 1 degré pour la température et de 0,05 pour l'état hygrométrique.

TABLEAU N° XVI. — EXPÉRIENCES D'ESSAI ET DE CONTROLE SUR LA TRANSPIRATION.

SERIES D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.	CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	HEURE.	CC. LUS SUR LE TUBE.	CC. ABSORBÉS.	TEMPÉRATURE.	DEGRÉS DE L'HYGROMÈTRE.
N° 68.	*Polyporus versicolor*	Obscurité ...	4h12	35,5		17°,2	69
		Obscurité....	4h17	40,7	5,7	17°,2	69
		Obscurité....	4h22	46,4	5,7	17°,3	69
		Obscurité....	4h37	52,2	5,8	17°,1	69
		Obscurité....	4h42	57,7	5,5	17°,3	69
N° 69.	*Agaricus campestris*............	Obscurité....	8h30 – 9h30	......	0, 3	18°,0	70
		Obscurité....	9h35 – 10h05	......	0,30	18°,0	70
		Obscurité....	10h10 – 10h40	......	0,30	18°,2	70
N° 70.	*Polyporus versicolor* (les Champignons sont desséchés et morts)...	Lumière.....	8h30 – 11h30	1,0 – 25,1	24,1	18°,0	72
		Obscurité....	11h35 – 2h35	0,0 – 24,2	24,2	18°,0	72
		Lumière.....	2h40 – 4h40	1,5 – 25,5	24,0	18°,0	72
N° 71.	Morceau de bois...	Lumière.....	2h30 – 3h30	......	22,1	19°,0	68
		Obscurité....	3h35 – 4h35	......	22,0	19°,0	68
N° 72.	*Trametes suaveolens*...... I.	Obscurité....	4h36	4,0	34,0	18°,0	69
		Obscurité....	5h06	38,0		18°,0	69
	II.	Obscurité....	5h08	0,0	34,3	18°,0	69
		Obscurité....	5h38	34,3		18°,0	69

5° *Limite d'erreurs des appareils.* — Il ne nous reste plus, pour terminer la critique des causes d'erreurs, qu'à indiquer le degré de précision fourni par nos appareils dans la mesure de l'eau transpirée.

Le tableau n° XVI des séries n°s 68, 69, 72, contient les résultats d'expériences entreprises avec les mêmes Champignons dans des conditions extérieures constantes. On voit que l'écart existant entre les nombres qui mesurent l'absorption d'eau, porte sur le deuxième ou le troisième chiffre de ces nombres, et n'est pas, en général, supérieur au vingtième de la quantité d'eau mesurée.

IV. — Influence de la lumière sur la transpiration.

Nous avons recherché quelle est l'influence de la lumière sur la transpiration :

1° Par la méthode de l'absorption;

2° Par la méthode des pesées.

1° *Méthode de l'absorption.* — Les Champignons étaient placés dans les appareils indiqués, figures 12 et 13, planche 120.

Ainsi qu'on peut en juger à l'examen des tableaux n°s XVII et XVIII, dans toutes les expériences, *la lumière diffuse accélère la transpiration.*

Cette influence de la lumière et de l'obscurité n'est pas instantanée. On observe une période de transition qui démontre l'existence d'un phénomène d'induction. On peut s'en assurer par l'examen de la série n° 73 (tableau XVII), avec le *Trametes suaveolens* exposé successivement à l'obscurité, à la lumière et enfin à l'obscurité.

La moyenne des expériences est, par quart d'heure :

Obscurité........	3,6
Lumière....	4,1
Obscurité........	3,6

mais après l'action de la lumière, quand on place les Champignons à l'obscurité, l'absorption par quart d'heure, qui était à la lumière de $4^{cc},1$, devient à l'obscurité successivement $4^{cc},1$, $4^{cc},0$, $3^{cc},9$ et enfin $3^{cc},6$; de sorte qu'au bout de moins d'une demi-heure d'exposition à l'obscurité, l'induction lumineuse a pris fin.

TABLEAU N° XVII. — Influence de la lumière diffuse sur la transpiration. — (*Appareil à absorption.*)

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.		CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	HEURE.	CC. ABSORBÉS.	TEMPÉRATURE.	DEGRÉS DE L'HYGROMÈTRE.
N° 73.	*Trametes suaveolens*...	Moyenne par quart d'heure = 3,6.	Obscurité...	10h45 – 11h00	3,6	15°,0	83
			Obscurité...	11h00 – 11h15	3,6	15°,0	83
			Obscurité...	11h15 – 11h35	3,6	15°,0	82
			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
			Obscurité...	2h45 – 2h50	3,6	15°,0	80
		Moyenne par quart d'heure = 4,1.	Lumière....	2h50 – 4h35	4,1	15°,0	78
			Lumière....	4h45 – 5h00	4,1	15°,0	77
		Moyenne par quart d'heure = 3,6.	Obscurité...	5h00 – 5h15	4,0	15°,0	77
			Obscurité...	5h15 – 5h30	3,9	15°,0	77
			Obscurité...	⋮ – 6h30	3,6	15°,0	77
N° 74.	*Trametes suaveolens*............		Obscurité...........		3,3	16°,0	82
			Lumière............		3,8	16°,5	81
			Obscurité...........		2,9	16°,5	81
			Lumière............		3,8	16°,5	81
N° 75.	*Trametes suaveolens*............		Obscurité...........		2,6	16°,0	83
			Lumière............		3,1	16°,0	83
			Obscurité...........		2,7	16°,0	83
N° 76.	*Polyporus versicolor*.............		Lumière diffuse intense.	2h38 – 3h38	0 – 20	17°,5	72
			Obscurité...	3h49 – 4h19	0 – 13	18°,0	73
			Lumière diff. peu intense.	4h30 – 5h00	0 – 14	18°,0	74
			Obscurité...	5h06 – 5h36	0 – 12	18°,0	74

TABLEAU N° XVIII. — Influence de la lumière sur la transpiration (suite).

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES ÉTUDIÉES.		CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT.	HEURE.	CC. LUS SUR LE TUBE.	CC. ABSORBÉS.	TEMPÉRATURE.	DEGRÉS DE L'HYGROMÈTRE.
N° 77.	*Polyporus versicolor*.	Moyenne par quart d'heure 31,3.	Lumière.....	2h50 3h15	3,0 40,0	»	17°,3	69
			Lumière.....	3h15 3h20	40,0 46,1	6,1 6,3	17°,2	69
			Lumière.....	3h25 3h30	52,4 58,7	6,3 7,5	17°,2	69
			Lumière.....	3h35 3h40	65,2 71,3	6,1	17°,2	69
		Moyenne par quart d'heure 26,7.	Obscurité....	(niveau remis à 3h42	23,0 23,0	»	17°,2	69
			Obscurité....	4h07 4h12	31,0 35,5	4,5 5,2	17°,5	69
			Obscurité....	4h17 4h22	40,7 46,4	5,7 5,7	17°,5	69
			Obscurité....	4h37 4h42	52,2 57,7	5,8 5,5	18°,0	69
N° 78.	*Agaricus campestris*............		Lumière.....	3h40 3h40	73,0 79,4	6,4	15°,0	82
			Obscurité....	4h50 5h50	69,5 79,0	5,5	15°,0	82
N° 79.	*Trametes suaveolens*.....	I.	Lumière.....	10h06 10h36	4,7 15,2	10,5	15°,5	72
			Obscurité....	10h39 11h09	4,4 13,5	9,1	15°,5	72
			Lumière.....	11h10 11h40	4,5 14,5	10,0	15°,5	71,5
		II.	Lumière.....	11h30 3h00	14,5 78,8	64,3	18°,0	72
			Obscurité....	6h04 9h34	14,1 74,1	59,4	18°,0	73
N° 80.	*Polyporus versicolor* (individus très âgés)...........		Lumière diffuse peu intense.	8h27 11h27	1,0 38,2	37,2	17°,2	71
			Obscurité....	11h38 2h38	0,1 36,8	36,7	18°,0	71
			Lumière diffuse très intense.	2h41 4h41	37,0 65,2	28,2	18°,0	71
			Obscurité. ..	4h50 6h50	36,0 61,0	25,0	18°,0	71
N° 81.	*Agaricus conchatus*.		Lumière.....	2h40 3h40	53,0 64,0	11,0	16°,0	84
			Obscurité....	3h50 4h50	52,0 60,0	8,0	18°,0	84

2° *Méthode des pesées.* — Les résultats précédents, obtenus par la méthode de l'absorption, ont été vérifiés par la méthode des pesées. Citons, comme exemple, l'expérience suivante, faite avec l'*Agaricus campestris* disposé comme l'indique la figure 10 :

	HEURES.	POIDS.	PERTE.	TEMPÉRATURE.	ÉTAT HYGROMÉTRIQUE.
Lumière............	12h15 5h30	175gr,800 175gr,235	0gr,565	16°	87
Obscurité............	5h30 10h45	178gr,020 177gr,520	0gr,500	16°	87

Nous pouvons donc conclure de ces expériences que :

1° Toutes choses égales d'ailleurs, *la transpiration des Champignons est accélérée par la lumière diffuse.*

2° *La lumière présente un phénomène d'induction sur la transpiration des Champignons.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les recherches sur la respiration et la transpiration des appareils sporifères des Champignons, que nous venons d'exposer dans ce premier Mémoire, nous permettent de formuler les conclusions suivantes :

I

RESPIRATION.

1° La respiration est augmentée par l'élévation de température. Il n'y a pas d'optimum de température pour la respiration.

2° La lumière diffuse retarde l'intensité du phénomène respiratoire.

3° L'ensemble des radiations lumineuses les plus réfrangibles est plus favorables à la respiration que l'ensemble des radiations les moins réfrangibles.

4° La respiration augmente avec l'état hygrométrique de l'air.

5° La valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ de l'acide carbonique émis à l'oxygène absorbé, variable avec les différentes espèces, est, en général, plus petite que l'unité. Il y a assimilation d'oxygène par les Champignons.

6° Pour une même espèce, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ ne varie pas avec la pression.

7° Ce rapport est constant, quelle que soit la température.

II

TRANSPIRATION.

1° La transpiration est augmentée par l'élévation de la température.

2° La transpiration diminue quand l'état hygrométrique de l'air augmente.

3° La lumière diffuse augmente la transpiration des Champignons.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 17.

Fig. 1. *Disposition générale de l'appareil servant à étudier la respiration.*

A, cloche contenant les plantes à étudier et reposant sur une plaque rodée *pp*.

t, thermomètre.

a, tube en *T* faisant communiquer la cloche en a_2 avec un flacon *F* contenant de l'eau, et en a_1 avec un manomètre à air libre *M*.

b, tube en *T*, faisant communiquer la cloche en b_1 avec l'appareil à prises d'air *P*, en b_2 avec l'aspirateur *S*.

rr', robinets pouvant supprimer la communication de la cloche avec l'aspirateur et le flacon laveur.

P, appareil à prises d'air.

R, robinet à trois voies permettant de faire communiquer l'appareil à prises avec la cloche *A* ou avec l'éprouvette *c*. 1, 2, 3, positions successives du robinet.

ll', ampoules renfermant du mercure et permettant d'extraire l'air de la cloche pour le faire passer dans l'éprouvette *c*.

Fig. 2. *Appareil à analyser les gaz.*

ab, tube mesureur divisé en 800 parties d'égale capacité.

cd, tube à absorption.

R, robinet à trois voies et ses positions successives 1, 2, 3.

t, tube abducteur.

k, cuvette contenant du mercure servant à introduire les gaz à analyser et les réactifs absorbants. Dans la figure d'ensemble, la cuvette est disposée pour l'introduction des gaz ; en *k'* elle est disposée pour le lavage de l'appareil au moyen de l'eau acidulée contenue dans le tube *m*.

l, allonge servant à déplacer les gaz et les liquides dans l'appareil.

l', allonge servant à établir une pression constante dans l'appareil au moyen de la pointe *p*.

Planche 18.

Fig. 3. *Etuve disposée pour étudier la respiration à des températures différentes.* — Elle est à double enveloppe, remplie d eau et présente une fenêtre destinée à faire tomber la lumière sur les Champignons.

m, thermo-régulateur.

V, manchon contenant les Champignons.

t, thermomètre.

a, *b*, tubes d'arrivée et de sortie de l'air, disposés comme dans la figure 1.

s, soucoupe contenant du mastic de fontainier et destinée à fermer le manchon.

Fig. 4. *Appareil pour étudier les variations de pression dans une atmosphère confinée où séjournent des Champignons.*

V, manchon renfermant les plantes.

t, thermomètre.

M, manomètre à air libre.

Fig. 5. *Disposition employée pour étudier l'influence de l'état hygrométrique de l'air sur la respiration des Champignons.*

a, *b*, tubes d'arrivée et de sortie de l'air.

t, thermomètre.

H, hygromètre.

K, morceaux de chlorure de calcium anhydre.

Fig. 6. *Disposition générale de l'appareil destiné à étudier l'influence des radiations lumineuses sur la respiration* (*méthode du spectre*).

E, Écran pourvu d'un diaphragme à fente.

L, lentille convergente.

pp', prismes de flint placés dans la position du minimum de déviation.

B, caisse contenant les Champignons et recevant une partie des radiations par la fente *F*. Elle repose, ainsi que l'appareil à prises *P*, sur une planchette *d*, qui roule sur des galets *gg*.

rr', faisceau de lumière blanche.

r_1r_1', faisceau de lumière dispersée par le prisme.

Fig. 6 *bis*. *Détail de l'appareil précédent*. — La figure montre le tube renfermant les Champignons placé dans une étuve à eau *E*.

a, tube d'arrivée de l'air.

b, tube de sortie de l'air.

t, thermomètre intérieur; *t'* thermomètre extérieur.

Planche 19.

Fig. 7. *Récipient destiné à l'étude des radiations* (*méthode des liquides colorés*).

v, *v'*, deux vases emboîtés l'un dans l'autre. L'espace annulaire *d* qui les sépare contient du bichromate de potasse en dissolutiou ou du liquide de Schweitzer. Le récipient *v'* contient les Champignons.

t, thermomètre; *a b*, tubes d'arrivée et de sortie des gaz.

Fig. 8. *Appareil à renouvellement d'air continu.*

P, flacon de potasse caustique purifiant l'air de son acide carbonique.

G, compteur de précision destiné à évaluer le volume d'air traversant l'appareil.

C', éprouvette renfermant les Champignons; l'air arrive par le tube *b* et s'échappe par le tube *c*; la température est donnée par le thermomètre *t*.

TT', tube coudé renfermant une solution titrée d'eau de baryte destinée à retenir tout l'acide carbonique renfermé dans l'air qui a traversé les Champignons; l'allonge *l* est destinée à recueillir les gouttelettes provenant de l'éclatement des bulles.

ff', tubes témoins renfermant de l'eau de baryte. Le dernier tube *f'* communique avec un aspirateur qui n'est pas représenté sur la figure.

Fig. 9. *Disposition employée pour conserver et obtenir une quantité connue d'eau de baryte.*

K, éprouvette renfermant de la potasse caustique.

B, flacon renfermant de la liqueur titrée de baryte.

b, burette graduée communiquant avec le réservoir à eau de baryte par un siphon, et avec l'extérieur par un tube à potasse *t*.

Fig. 10. *b*, burette graduée renfermant l'acide chlorhydrique titré destiné à saturer l'eau de baryte non carbonatée; *v*, vase renfermant l'eau de baryte colorée par l'hélianthine.

Planche 20.

Fig. 11. *Récipient disposé pour étudier la respiration dans l'air confiné avec fermeture au mercure.*

C, vase renfermant les Champignons.

B, cuvette contenant du mercure et une couche d'eau.

t, thermomètre.

a, *b*, tubes d'arrivée et de sortie de l'air.

Fig. 12. *Appareil destiné à étudier la transpiration* (*méthode de l'absorption*).

A, bûche couverte de Polypores.

t, tube destiné à la sortie de l'air au moment de l'imbibition.

ab, tube communiquant avec le tube calibré *cd;* ce dernier est divisé en parties d'égal volume.

r, robinet à trois voies, relié au flacon *F* et permettant d'introduire l'eau dans l'appareil.

1, 2, 3, positions successives du robinet *r*.

Fig. 13. *Agaricus conchatus* disposé comme l'appareil précédent pour l'étude de l'eau absorbée.

Fig. 14. Champignon de couche, muni de son substratum, disposé pour mesurer la perte de poids due à la transpiration.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

SUR LE

CORPS DES PLANTES

Par M. T. CARUEL.

> « Nous ne savons exactement le détail de rien ; ce qui importe, ce sont les lignes générales, les grands faits résultants. »
>
> RENAN.

L'histoire de la Botanique nous la montre, à sa première apparition comme science dans l'école d'Aristote, s'occupant des plantes à la fois sous tous les points de vue auxquels on les considérait alors, examinant en même temps leur structure, leur vie et leur usage pour les besoins de l'homme. Après une longue période d'immobilité dans cette phase qui s'étendit jusqu'à l'époque de la Renaissance, la Botanique reprit son élan et, depuis lors, multipliant sans cesse les objets de ses études, elle a été amenée à les considérer de plus en plus sous des faces distinctes et par là à se diviser comme en autant de sciences spéciales plus ou moins nettement séparées les unes des autres, ayant chacune son but et sa méthode propre pour l'atteindre. C'est ainsi que de nos jours l'art de décrire les végétaux et de les classer, l'étude de leur distribution géographique, l'examen des plantes fossiles, sont autant de branches distinctes de la Botanique, comme le sont l'histologie végétale, qui s'occupe de la structure élémentaire des plantes, la physiologie, qui étudie leurs fonctions, enfin, la morphologie végétale, dont le domaine embrasse tout ce qui se rapporte aux formes des plantes.

Prise dans ce sens général, la Morphologie est donc, avant tout, l'étude des formes extérieures des corps végétaux. Elle les contemple dans leur ensemble, et en décrit les aspects variés ; elle les soumet à l'analyse, et se procure ainsi les éléments d'une comparaison réciproque de leurs parties ; elle en

suit les transformations successives tant normales qu'anormales, totales ou partielles, depuis leur naissance jusqu'à leur développement complet et jusqu'à leur destruction ; par ces voies différentes, elle cherche et trouve des généralités à leur égard, ce qu'elle se plaît à considérer comme des lois morphologiques ; elle se sert des connaissances acquises pour fournir des caractères à l'œuvre de la classification, et pour préciser le langage des descriptions techniques ; elle aide enfin à aborder les problèmes qui se rattachent à la succession des êtres végétaux, et à leur origine prochaine ou lointaine.

La morphologie comprend donc les branches de la Botanique qu'on désigne ordinairement sous les noms d'*organographie*, *organogénie*, *tératologie*, *morphologie*, dans le sens plus restreint de l'étude des parties homologues des plantes. La phytographie, ou description technique des plantes, en dépend directement. Par plusieurs côtés, elle se rattache intimement à l'histologie et à la physiologie. Ce qui, morphologiquement parlant, est un *membre* d'un corps végétal, le plus souvent est aussi un *organe*, exerçant une fonction physiologique, et certaines questions, celles de développement par exemple, ou celles de l'origine et de la succession des formes individuelles, ne sont-elles pas aussi des questions physiologiques ? Il y a des descriptions des formes extérieures qui ne seraient pas complètes sans l'indication de la structure intime, pour la gemmule par exemple, ou pour le stigmate, et quant aux végétaux de la structure la plus simple, la simplicité même de leur organisation fait qu'en eux tout se confond, leur morphologie avec leur histologie. Cependant, malgré toutes les connexions plus ou moins intimes de la morphologie avec d'autres branches de la Botanique, il est toujours possible de la traiter séparément et de se placer à un point de vue plus spécialement morphologique pour considérer les faits que nous présente le règne végétal. La meilleure preuve c'est que, sous un nom ou sous un autre, sciemment ou sans en avoir conscience, on a toujours fait de la morphologie indépendante. C'est qu'en Botanique comme dans toutes les sciences naturelles, il y a

toujours eu deux méthodes pour l'étude. L'une consiste à prendre une plante ou un groupe de plantes, et tâcher de l'étudier à fond, sous tous ses aspects, en les éclairant les uns par les autres; l'autre méthode trace une limite à la nature des études, et tâche de gagner en étendue ce qu'elle perd en profondeur. Chaque méthode a ses avantages et ses inconvénients; toutes deux sont toujours possibles.

Comme de toute autre science, le point de vue de la morphologie végétale a été souvent celui d'une théorie dominante à une certaine époque.

Deux théories l'ont dominée successivement. La première en date est celle que développa Césalpin dans son ouvrage intitulé *De plantis libri XVI*, publié en 1583. Césalpin distingua dans les plantes deux parties principales, d'un côté la racine, de l'autre le germe de tout le reste de la plante, placé au sommet de la racine; et il mit l'âme végétative au lieu de conjonction de la racine et du germe. La racine se compose, selon lui, de deux parties seulement, l'écorce et le corps; tandis que la tige se compose de trois parties qui sont l'écorce en dehors, la moelle au centre, et entre les deux un corps qui, dans les arbres, devient le bois. Le germe est protégé par les feuilles, qui viennent de l'écorce. La moelle produit la graine, qui contient un cœur dont la racine et le germe doivent sortir et qui se trouve protégé par plusieurs enveloppes, en premier lieu par le calice vert et provenant de l'écorce, ensuite par la fleur colorée produite plus en dedans, enfin par le fruit, lequel est recouvert d'un péricarpe charnu ou d'un autre corps équivalent, et toujours produit par l'écorce.

Cette théorie, qu'on peut appeler la théorie du *déploiement*, puisqu'elle retrouve toutes les parties des plantes dans les trois portions qui constituent la tige, détachées l'une de l'autre et déployées séparément, a été acceptée pendant deux siècles, jusque vers la fin du dix-huitième siècle. Elle a été remplacée par la théorie des *métamorphoses*, qui fut esquissée enmême temps par Wolff, dans la *Theoria generationis*, 1759, et par Linné, dans la *Prolepsis plantarum*, 1760, que

Goethe renouvela à la fin du siècle dernier, et que A. P. de Candolle a amplement développée au commencement de notre siècle. Le principe fondamental de la théorie, c'est l'homologie de toutes les parties appendiculaires, de telle sorte qu'étant toutes rapportées à la feuille comme type, elles en sont considérées comme des métamorphoses, et dans la plante, tout se réduit à la tige ou système stipital (y compris la racine primordiale), et à la feuille ou système appendiculaire. Un autre principe dominant, c'est la distribution régulière, symétrique des appendices, ce qu'on reconnaît plus particulièrement dans la fleur, quand la symétrie n'est pas dérangée par des faits d'avortement, de dégénérescence ou de soudure.

Les deux théories ne peuvent être appliquées qu'aux plantes cormophytes et ne tiennent aucun compte des autres. Même par rapport à celles-là, par suite de toutes les recherces modernes, et surtout des recherches génétiques, la doctrine actuelle a besoin d'être profondément modifiée, sinon dans ses principes, au moins dans leur explication et leur application. Actuellement, la morphologie végétale flotte entre des vues anciennes, devenues tout au moins insuffisantes, et des aperçus nouveaux mais partiels, dus aux révélations des faits que la science enregistre chaque jour avec une profusion et une minutie aussi instructives que parfois accablantes.

Il convient donc, sous plus d'un rapport, de passer en revue et de chercher à coordonner les connaissances morphologiques que nous possédons aujourd'hui sur toutes les catégories de plantes, sans en exclure aucune, et en se plaçant au point de vue de la pure observation, en dehors de tout préconçu théorique. Tel a été le but d'un livre (1) qui, sous une forme succincte, a tâché de rassembler les principaux faits observés dans le domaine de la morphologie et de les grouper au moyen de généralisations synthétiques, fournies par la seule comparaison réciproque des faits eux-mêmes : une comparaison qui permette de substituer aux idées particulières qu'ils

(1) La *Morfologia vegetale*. Pise, 1878.

donnent des idées générales qui en résument plusieurs. C'est dire, en d'autres termes, que ce livre s'est inspiré des principes du plus pur positivisme ; non pas le positivisme étroit de certaines écoles modernes, mais le positivisme plus large d'un Galilée et de ses disciples de l'Académie du Ciment, qui, dans le domaine des faits, ne reconnaît que des faits, mais qui reconnaît en même temps l'existence d'un monde différent, idéal, de la pensée et du sentiment, uni par un lien mystérieux au monde matériel.

Un semblable travail n'a pu se faire sans une adaptation convenable du langage scientifique, sans élaguer bien des termes que la synthèse rend inutiles, sans en modifier d'autres dans leur signification, et sans en créer quelques-uns de nouveaux. Le langage scientifique est le reflet des idées d'une période, et ne peut faire autrement que changer avec elles. Chaque période est dans la nécessité, pour obtenir la clarté du discours scientifique, d'ôter l'encombrement des termes techniques reconnus superflus, de préciser la signification en l'élargissant ou la restreignant des termes qu'il lui convient de garder, de changer ceux qui ont été reconnus tout à fait inexacts, enfin d'en chercher de nouveaux là où le besoin s'en fait sentir. L'adaptation glossologique que réclame la période actuelle ne peut amener au reste que peu de changements en ce qui concerne les plantes supérieures, mais il en sera tout autrement pour les plantes inférieures, celles qu'on réunit d'ordinaire sous le nom de Cryptogames, dont la glossologie compliquée et discordante appelle les plus grandes réformes. Pour rendre celles-ci acceptables, il est bon qu'elles reposent sur les deux principes qui devraient être à la base de toute glossologie scientifique, et qu'on peut formuler ainsi : 1° appeler du même nom la même chose partout, dans quelque plante qu'elle se trouve; 2° ne pas appeler du même nom des choses différentes. A quoi l'on peut ajouter la distinction à faire soigneusement entre des appellations plus génériques et d'autres plus spécifiques, et une certaine réserve à ne pas trop multiplier celles-ci. Le botaniste auquel la connaissance spéciale des végétaux inférieurs

est peu familière, n'a que trop souvent l'occasion de déplorer l'obscurité dans laquelle semblent se complaire les cryptogamistes, et qui est due en partie à la masse de détails dont la plupart enveloppent l'exposition du moindre fait, et en partie, comme je viens de le dire, à la discordance de leur langage technique, qui rend difficiles à comparer les observations d'auteurs différents.

Je demanderai aux lecteurs des *Annales* la permission de reproduire, d'après le livre italien que je viens de rappeler, certaines considérations générales sur le corps des plantes; qui, une fois saisies, permettent d'aborder plus sûrement les questions encore controversées dans le domaine de la morphologie végétale.

Au milieu de toutes les transformations possibles de ce Protée qu'on appelle plante, cependant, si l'on considère attentivement ses parties, non pas dans leurs détails, mais dans leurs relations plus générales comme membres du corps de la plante, on s'aperçoit que ce corps, au milieu de toutes ses modifications, peut être toujours rapporté à l'un ou à l'autre de deux types fort différents. Dans l'un des deux, il est homogène pour tout ce qui est de ses formes extérieures, sans diversité notable d'une partie à une autre; c'est le *thalle* (*thallome* des récents auteurs allemands). Dans l'autre type, au contraire, le corps se montre hétérogène, on y distingue facilement, d'une part, un *stipe* central (*caulome* des Allemands; plus généralement on l'appelle *axe*, mais ce terme est incommode parce qu'il est trop générique), dont se détachent à la périphérie comme des appendices (*phyllomes* des Allemands) plus ou moins différents du stipe; on peut appeler cette façon de corps un *corme*, en se servant d'un terme ancien, mais tombé hors d'usage dans les diverses significations qu'il a eues depuis Willdenow, et en le prenant au sens qui lui fut donné implicitement par Endlicher, là où, dans sa classification, il parle de Cormophytes opposés aux Thallophytes. De sorte que toutes les Algues, les Lichens, les mycéliums des Champignons, le pre-

mier état des Muscinées, ainsi que leur génération neutre, la génération sexuée des Fougères, les pollens, rentrent tous dans la série des thalles, tandis que les tiges et les branches avec leurs feuilles sont des cormes, de même que les bulbes et les bourgeons qui ont leurs appendices resserrés sur un stipe raccourci, les fleurs qui sont faites de même, les graines qui, très jeunes, présentent la conformation de certains bourgeons.

La distinction entre le thalle et le corme est, en général, très marquée, mais non pas toujours, et par conséquent on ne peut pas la considérer comme absolue. Sans parler de beaucoup d'Algues, surtout des Floridées, où il existe déjà des différences sensibles quant à la grandeur ou à la forme entre les divisions périphériques et les parties centrales du thalle, le groupe des Muscinées offre de nombreux passages entre les deux façons d'être du corps végétal. Dans les genres *Anthoceros*, *Aneura*, *Pellia*, etc., on a un thalle étendu en lame sur le sol, lobé, parfaitement semblable dans toutes ses parties. Dans les *Metzgeria*, dont le thalle a le même aspect, il présente, sur sa ligne médiane et sur celle de ses lobes, une côte analogue à celle que l'on voit dans certaines Algues (*Fucus*, *Halyseris*, etc.). Dans les *Riella* qui vivent sous l'eau, la côte y est aussi, mais au bord du thalle, et dans le *R. helicophylla* elle fait l'office d'un stipe dressé, autour duquel tout le reste de la lame thallique se roule en hélice; celle-ci présente donc la même disposition qu'une série hélicoïdale de feuilles éparses autour d'une tige; tandis que dans toutes les autres espèces du genre, des lamelles isolées se détachent du côté opposé de la côte. Dans l'*Asterella hemisphærica*, dans le *Targionia hypophylla* et dans beaucoup d'autres types voisins, le thalle redevient couché avec une côte médiane comme dans un *Metzgeria*, mais la côte est pourvue, en dessous, de deux séries de lamelles détachées, régulièrement imbriquées, équivalentes à des feuilles; d'où il suit que dans ces plantes l'on a pour ainsi dire la combinaison du thalle avec le corme. Et d'un autre côté, si l'on parcourt la longue série des Jungermanniacées feuillues, on peut noter de telles gradations dans l'insertion des feuilles

distiques, qu'en partant des *Frullania* ou des *Scapania* qui les ont horizontales et en passant par d'autres plus ou moins obliques, on arrive à celles de la plupart des espèces qui les ont grandement obliques et presque verticales, et puis aux feuilles tout à fait verticales du *Jungermania connivens* ou du *J. turbinata*, que l'on pourrait presque considérer comme des lobes d'un thalle divisé jusqu'à la côte. Enfin dans la curieuse Bryacée qu'on appelle *Schistostega osmundacea*, nous avons sur certaines tiges stériles des feuilles également verticales et, en outre, confluentes par leur base, de manière à former une seule lame continue lobée, qui complète par ce côté le passage du corme au thalle.

En parallèle avec les *caulomes* et les *phyllomes*, Nägeli a introduit dans l'école allemande le terme de *trichomes*, pour désigner une catégorie spéciale de corps épidermiques, à comparer aux poils qui se forment et sur le thalle et sur le stipe ou sur les appendices des cormes ; telles seraient, par exemple, les cassides ou sporanges des Polypodiacées, les anthéridies et archégones des Mousses. Cependant il semble difficile de conserver, au moins dans un sens tranché et absolu, cette catégorie des trichomes, en présence des faits si nombreux qui s'y opposent. Des modifications graduelles font passer des cassides superficielles des Polypodiacées ou des Rhizocarpées, par celles des Équisétacées, des Lycopodiacées, des Marattiacées, des Isoétacées, à celles des Ophioglossacées, dans la composition desquelles toute l'épaisseur de la lame foliaire est intéressée ; les anthéridies et les archégones, superficiels chez les Muscinées (à très peu d'exceptions près), sont plongés dans le tissu sous-jacent sur le prothalle des Prothallogames ; les sacs pollinigènes des Conifères proviennent de papilles à la surface des écailles des chatons mâles dans le *Ceratozamia* (Juranyi), et probablement dans les Cyprès et les Genévriers, tandis que dans les Pins et les Sapins, il est tout aussi probable qu'outre le tissu superficiel, une partie du tissu plus profond de l'écaille contribue à la formation du sac ; enfin, on peut citer à l'appui des faits bien connus relatifs aux poils et aux aiguillons aux-

quels ont été comparées toutes ces productions, et qui, eux aussi, sont parfois simplement épidermiques, et parfois de provenance plus profonde, comme ceux des Roses, et parfois encore ils embrassent tous les éléments histologiques des corps qui les produisent, comme ceux de la variété *ferox* du Houx. D'un autre côté, n'y a-t-il pas le fait si remarquable des poils du *Begonia phyllomaniaca* qui se transforment en bourgeons ?

Ayant établi la distinction du thalle et du corme, il faudrait procéder séparément à l'examen des particularités de l'un et de l'autre.

Celles du thalle ne peuvent guère donner lieu qu'à des observations de détail. Sa forme et ses divisions, l'aspect de sa surface, sa coloration, sa consistance, ses dimensions si variées, et qui embrassent les extrêmes de grandeur dans le règne végétal, la direction qu'il prend, le mode de son origine et de sa croissance, sa durée enfin, sont autant de particularités qu'on trouve consignées dans les descriptions des espèces thallophytes, et résumées partiellement dans certains ouvrages qui traitent des grands groupes de ces plantes, quoiqu'elles soient généralement négligées dans les traités généraux. J'ai essayé de les résumer plus complètement dans le deuxième chapitre de l'ouvrage cité plus haut, et auquel je me permets de renvoyer le lecteur.

Il en est de même des corps thalloïdes, si nombreux et de nature si variée, mais toujours de dimensions infimes, qui, servant de diverses manières à la reproduction, ont surtout été considérés jusqu'ici sous le point de vue de leurs fonctions. Ce sont les sorédies des Lichens, les propagules des Muscinées, les spores de toutes sortes : schizospores, conidies portées sur des hyphes, et leurs analogues les spermaties, sporidies engendrées dans des thèques, les zoospores qui en diffèrent par leur mobilité, et les oospores par leur origine sexuelle, sporules renfermées dans les urnes des Muscinées ou les cassides des Prothallogames, et puis les corps fécondateurs qu'on appelle pollens chez les Phanérogames, pollinides chez les Floridées,

phytozoïdes quand ils sont mobiles. On peut les considérer soit isolément, soit par rapport aux corps qui les produisent, et qui le plus souvent en sont pendant quelque temps les récipients.

Les particularités du corme ont été envisagées tout autrement. Les cormophytes sont les plantes le plus en vue; longtemps on les a considérés comme les seuls vrais représentants de leur règne; c'est sur eux qu'ont été dirigées les recherches les plus suivies, à partir de leur état embryonnaire, recherches qui, du milieu de la complication bien plus grande de leurs formes, ont fait ressortir certains types généraux, auxquels on a pu rattacher une multitude de modifications secondaires. C'est ainsi qu'on a pu étudier dans tous ses détails ce qu'on peut appeler le corme proprement dit, tant dans sa tige à nœuds écartés, que dans ses appendices foliaires, et surtout suivre ceux-ci dans leurs nombreuses modifications, jusqu'aux sporophylles des Prothallogames, qui tout en gardant le caractère végétatif des feuilles, revêtent en partie celui de corps reproducteurs par suite de la formation de cassides sporifères à leur surface ou dans leur sein. Au corme ordinaire atmosphérique se rattache étroitement le rhizome souterrain. Le bulbe et le tubercule, leur intermédiaire le bulbe-tubercule, ainsi que le bourgeon, appartiennent à un autre type de corme, à nœuds très rapprochés. Les inflorescences et les infructescences reproduisent l'un et l'autre type, avec cette autre modification des appendices qu'on désigne sous le nom de bractées. Le chaton marque le passage des inflorescences aux fleurs. Ce genre-ci de corme, tant en reproduisant le type du bourgeon, s'en sépare nettement par la grande diversité de ses appendices essentiels, étamines et pistils, ainsi que par la singularité de son stipe (le thalame) si souvent arrêté dans son développement au centre, se creusant et faisant alors passer les appendices floraux de l'hypogynie à la périgynie, ou à l'épigynie, quand en outre il se ferme à son orifice et se transforme par là en gemmulaire infère. La gemmule, qui plus tard devient la graine, est encore un autre genre de corme, réduit

à la plus grande simplicité, mais d'autre part singulièrement compliqué par son mode de développement, qui le plus souvent est inéquilatère et rapproche son extrémité de sa base, et toujours essentiellement caractérisé par la production de l'oogone au sein de son stipe ou nucelle. A mon avis, l'oogemme des Characées offre les plus grandes analogies avec la gemmule des Phanérogames; mais je dois dire que ce n'est pas l'opinion générale.

Tous ces différents genres de cormes ont été étudiés avec le plus grand soin. La morphologie descriptive en a marqué tous les détails, et quoique la science moderne ne possède aucun grand ouvrage qui les expose tous, on les trouve parsemés en profusion dans nombre de publications diverses. La morphologie comparée en a relevé et fait accepter les homologies, si ce n'est pour les gemmules, dont la nature essentielle est encore méconnue par beaucoup de botanistes. La signification morphologique de certaines parties florales est également matière à discussion, ainsi que celle d'autres corps végétaux; et l'on est loin d'être d'accord sur certains principes fondamentaux, notamment sur l'importance des rapports entre la structure histologique des plantes et leurs formes extérieures. C'est pourquoi toute tentative pour fixer ces principes, et pour mettre au clair les faits morphologiques les plus généraux relatifs aux cormes, peut avoir son prix, et je considère la solution de ce problème comme le besoin le plus sérieux de la morphologie dans son état actuel.

Je demanderai donc au lecteur de me suivre sur ce terrain, en abordant une étude générale du corme.

A la pointe extrême de tout corme en voie de développement, et notamment au centre du bourgeon foliaire, au delà des derniers appendices placés le plus haut sur le stipe, on aperçoit un très petit relief homogène en forme d'hémisphère ou de cône, le *point de végétation* ou *cône végétatif* comme on l'appelle, parce qu'en végétant par le haut il produit continuellement de nouvelles parties du corme, de sorte que, comme je l'ai proposé, on pourrait l'appeler plus brièvement le *cormogène*.

La formation de nouvelles parties sur le cormogène est toujours latérale, et à une certaine distance de sa pointe, qui par conséquent reste toujours libre ; à mesure que dans le bas il perd son homogénéité, il la maintient dans le haut en s'allongeant toujours davantage. L'apparition de ces productions latérales a lieu d'ordinaire sous forme de protubérances isolées, à peine perceptibles d'abord sur la surface du cormogène, mais qui ensuite en grandissant et en se relevant prennent une figure moins indécise, celle de mamelons saillants, en même temps qu'elles élargissent leur base d'insertion. Il est plus rare que ces productions apparaissent sous la forme d'un bourrelet continu, qui entoure toute la périphérie du cormogène, et qui en grandissant s'en détache davantage en façon de gaine.

Quelle est la signification morphologique de ces productions latérales du cormogène ? La première idée qui se présente, c'est que ce sont des membres périphériques du corps cormoïde, en un mot ses appendices, destinés à revêtir ensuite par l'effet du développement les caractères de la feuille ou d'un équivalent morphologique de la feuille. C'est en effet ce qui arrive très souvent pour les protubérances isolées. Les bourrelets continus peuvent également devenir l'équivalent d'une gaine foliaire, comme c'est le cas pour la pérule des bourgeons axillaires de nos Orchidacées, et des bulbilles des *Allium*, ou pour l'utricule qui renferme la fleur femelle des *Carex*, ou pour un tégument d'une gemmule quelconque. Mais souvent aussi la nature de ces bourrelets se manifeste non pas comme individuellement appendiculaire, mais comme plus complexe, puisqu'ils devront produire de leur bord plusieurs feuilles dans les Équisétacées (Hofmeister), cinq sépales dans les Primulacées (Duchartre, Gasparrini), et ailleurs, trois styles dans les Joncacées (Payer) et dans d'autres plantes ; dans ces cas, le bourrelet originaire représente une portion commune à tout un verticille d'appendices, c'est-à-dire une gaine commune à beaucoup de feuilles dans les Équisétacées, le tube du calice de cinq sépales dans les Primulacées, le gemmulaire d'un

gynécée de trois pistils dans les Joncacées. On assure que dans ces mêmes Primulacées, un bourrelet apparu dans la fleur après celui du calice, en arrive à se dédoubler au haut, en pétales extérieurement et en étamines intérieurement, montrant de la sorte qu'il a virtuellement réunis en soi l'androcée et la corolle. De même les protubérances isolées peuvent en se développant manifester une nature plus compliquée que celle de simples appendices, et même se comporter d'une façon analogue au cormogène, c'est-à-dire se scinder en portions hétérogènes, en produisant latéralement des appendices différents du stipe qui les porte.

C'est ce qui a lieu très évidemment dans les jeunes plantules de *Rhipsalis Cassytha* étudiées par Irmisch. La base de leur tige émet de vrais rameaux, ceux-ci occupent alors la place des touffes d'épines qui sont la forme définitive ordinaire des protubérances dans les Opuntiacées; ils doivent par conséquent en être considérés comme les équivalents dans un état plus avancé. On assure que dans une Muscinée, le *Fossombronia*, le rameau latéral naît à la place d'une feuille (Leitgeb). Dans les Vignes, la production des protubérances est éparse, distique; d'abord sur les sarments elles se développent toutes en feuilles, écartées les unes des autres; ensuite avec une alternance presque constante elles se développent, l'une en feuille, et la suivante en corme rameux, qui peut être une panicule avec ses bractées et ses bourgeons floraux, ou bien étant privée de ceux-ci se trouver réduite à une vrille : c'est là selon moi l'explication toute simple d'un état de choses qui a provoqué bien des discussions sur la structure monopodiale ou sympodiale de ces plantes. Dans beaucoup de Légumineuses (*Amorpha*, *Cladrastis*, etc.), dans les Poacées voisines du Blé, selon les observations de Hofmeister, dans les Tilleuls et dans plusieurs autres plantes, on a de même une inflorescence substituée à une feuille ou à une bractée, et représentant par conséquent un autre état de développement d'une même partie qui est la protubérance du corme. Dans celles du *Pistacia Terebinthus*, des *Samolus*, des *Thesium*, des Brassica-

cées, de beaucoup de Crassulacées, des *Carex* pour les épillets femelles, c'est un bourgeon floral, avec ou sans bractée annexe, qui représente la protubérance développée. Les écailles des chatons en sont aussi un autre état. Dans certains gynécées comme ceux des Anémones, elle produit le pistil avec la gemmule qu'il renferme ; dans les Primulacées elle se transforme en gemmule sur le spermophore. Enfin là où l'on a des feuilles implantées sur un coussinet, soit fortement prononcé et chargé de productions épineuses, comme dans le Groseillier à maquereau, ou certains *Acacia* (*A. cornigera*, etc.), soit réduit à un léger relief de la tige comme dans beaucoup de Conifères, celui-ci doit être considéré comme le résultat d'un degré minime de différenciation dans la protubérance, en deçà duquel il n'y a plus lieu qu'à sa transformation totale en un appendice unique.

Il semble que ce soit une règle générale pour toutes ces productions latérales compliquées (qu'on peut inclure dans une même catégorie sous l'épithète de *pulvinaires*, en se rapportant aux coussinets dont il vient d'être question), que l'apparition de leur premier appendice soit du côté inférieur, ou si l'on veut extérieur ou antérieur par rapport au stipe qui les porte : en d'autres termes, l'appendice est dans la position qu'occupent les appendices habituels du stipe, et le reste du pulvinaire semble être à son aisselle. C'est en effet ce que l'on a cru presque universellement ; on a supposé que l'appendice était produit directement par le cormogène, et que le reste du pulvinaire provenait d'un bourgeon axillaire, et pour expliquer l'existence de leur base commune on a supposé une soudure du bourgeon et de l'appendice axillant. L'observation génétique démontre que les choses sont tout autrement, et qu'il n'existe pas de soudure de parties, mais leur production les unes des autres par le même procédé que l'on a dans tous les cormogènes, et qui peut se répéter dans leurs protubérances latérales, qui alors deviennent des cormogènes secondaires par suite de ce que l'on peut regarder comme un bourgeonnement précoce.

On ne peut donc pas considérer d'une façon absolue les

productions du cormogène comme des appendices. J'ai proposé de les appeler *apophyses*, d'un nom familier en histoire naturelle, et qui en exprime exactement la nature, puisqu'il signifie excroissance. Les Allemands les appellent tantôt *primordies*, tantôt *émergences*.

Notons tout de suite que la texture histologique du cormogène est exclusivement cellulaire, d'un parenchyme uniforme, ou à peine différencié dans sa partie la plus superficielle, et il en est de même de ses apophyses. Ce n'est que plus tard qu'il se forme dans celles-ci des fibres, lesquelles dans l'acte même de leur formation se mettent en relation avec celles qui existent déjà dans la partie la plus voisine du corme. Il est donc de toute vérité de dire que les différenciations morphologiques précèdent les différenciations histologiques dans le corme, et ne peuvent par conséquent être déterminées par celles-ci. Quand le cormogène se prolonge beaucoup au delà du lieu de production de la dernière apophyse, sa partie inférieure différencie ses tissus propres et organise ses fibres indépendamment de l'apophyse suivante, qui paraîtra comme à l'ordinaire dans une plus grande proximité du sommet du cormogène et dans sa portion purement parenchymateuse ; c'est ce qu'on voit dans les tiges couchées de certaines Fougères, comme le *Pteris aquilina* ou divers Polypodes, qui avant de produire une nouvelle feuille se prolongent même de plusieurs centimètres au delà de la dernière.

On a fait dans ces derniers temps les recherches les plus minutieuses quant aux rapports possibles entre le mode et l'ordre d'apparition des apophyses, et les modifications histologiques qui ont lieu dans le cormogène, et notamment quant à la direction suivant laquelle se divisent celles de ses cellules qui font ensuite partie des apophyses elles-mêmes. Mais jusqu'à présent il ne paraît pas que ces recherches puissent donner lieu à aucune considération générale.

Une fois les apophyses apparues sur la surface du cormogène, et ayant déterminé par cela même l'autonomie du stipe, apophyses et stipe continuent à se développer ensemble, mais

avec une inégalité qui est en général très marquée. C'est le stipe qui ordinairement reste en arrière, et par suite du développement prépondérant des apophyses il en résulte la formation de ce genre de corme qu'on appelle bourgeon, bulbe, fleur ou gemmule. Pour la fleur, comme pour le bulbe et pour la gemmule, le corme reste tel qu'il s'était conformé au commencement; mais pour le bourgeon, ce n'est là qu'un état transitoire, qu'il abandonne tôt ou tard par suite du développement plus grand que prend ensuite le stipe en comparaison du développement amoindri des apophyses; d'où résultent la branche, le rhizome, le tubercule. Quand les apophyses, comme dans les Characées ou dans certains rhizomes de Fougères, surgissent à de longs intervalles, le corme ne revêt pas même transitoirement la forme de bourgeon.

Il peut arriver que l'accroissement en longueur du cormogène, au lieu de continuer également pour tous les côtés de façon en maintenir en ligne droite la direction du corme, se fasse plus fort d'un côté que du côté opposé, et alors il en résulte nécessairement une courbure plus ou moins marquée de tout le corps. C'est précisément ce qui arrive dans la plupart des gemmules. Dans celles qu'on appelle campylotropes des Brassicacées, des Dianthacées, etc., le développement inégal des deux côtés oblige le nucelle (ou stipe de la gemmule) à se courber en arc ou en hameçon, et le sommet organique de la gemmule, indiqué par le micropyle, est porté en conséquence à côté de sa base ou hile. Dans celles dites anatropes, qui sont les plus nombreuses de toutes, l'inégalité de développement n'agit plus comme dans les précédentes sur toute la gemmule, mais seulement sur sa partie inférieure, et il s'ensuit que la gemmule au lieu d'être simplement courbée est pour ainsi dire renversée, le micropyle est porté à côté du hile comme dans le cas précédent, mais le nucelle finit par redevenir droit.

En dehors des gemmules, il est relativement rare de voir d'autres sortes de corps recourbés ou renversés par suite d'un développement inégal dans leurs côtés. Cependant il y en a des

exemples dans les bourgeons axillaires de diverses plantes bulbeuses des genres *Gagea*, *Gladiolus*, *Tulipa*, où le bourgeon s'allonge tellement après s'être renversé, que son extrémité supérieure se trouve portée par une espèce de pied qui peut avoir jusqu'à 2 décimètres de longueur (*Tulipa sylvestris*). D'autres exemples sont fournis par les Colchiques, par toutes nos Orchidacées indigènes à racines tubéreuses, et par quelques Renoncules comme la commune Ficaire, toutes plantes chez qui cette même conformation des bourgeons axillaires est compliquée par la production d'une énorme racine adventive qui s'en détache. Le gemmulaire infère du *Cynocrambe*, le gynécée nu des *Podocarpus* présentent des faits analogues, qui à vrai dire sont excessivement rares dans les cormes floraux.

La production de chaque apophyse détermine dans le lieu correspondant du stipe une aire spéciale ou nœud, toute la portion étendue d'un nœud à l'autre formant alors un *entre-nœud*. Quand les entre-nœuds ne doivent pas rester très courts, mais acquérir une longueur plus ou moins grande, on observe que l'allongement s'en fait partout, tantôt avec une intensité égale sur toute l'étendue de l'entre-nœud, tantôt dans une proportion plus forte vers le bas, tantôt et plus souvent vers le haut (Fermond). Quoi qu'il en soit, cet allongement arrive à un terme, et ordinairement après un temps assez court ; passé ce temps, toute croissance ultérieure du stipe ne se fait plus que dans le sens de la largeur, et dans ce sens-là elle continue indéfiniment, jusqu'à ce qu'elle soit arrêtée par la mort du stipe, ou par la nature même de ses tissus comme dans les troncs endogènes.

Pour ce qui est de la croissance des nœuds, on a peu fait d'observations jusqu'ici; plus que comme des corps organisés, on les a considérés comme des plans géométriques correspondant à l'insertion des feuilles. Mais qu'il ne faille nullement les considérer de cette façon, c'est ce qu'on peut relever déjà de leur existence matérielle, à l'état de vraies nodosités saillantes dans beaucoup de végétaux; ensuite de l'insertion plus

ou moins oblique qui est fréquente pour les feuilles, par suite de quoi il y a une distance verticale assez considérable d'une extrémité à l'autre de leur base, et à vrai dire cette distance existe pour toutes les feuilles et correspond au moins à la grosseur du pétiole ou du limbe foliaire; enfin, du mode de se comporter soit de certains bourgeons, comme ceux du Laurier, qui, nés au nœud à une aisselle de feuille, s'en éloignent ensuite graduellement en se portant plus haut, soit de certaines inflorescences comme celles de la Tomate, qui, nées en opposition directe à une feuille, perdent ensuite cette position pour se trouver placées ou plus haut ou plus bas : ce qui arrive toujours par un procédé d'allongement du nœud, qui suffit à expliquer comment tant de fleurs (dans les *Sedum* par exemple) et tant d'inflorescences (exemple : *Asclepias*) se trouvent être extra-axillaires, sans correspondance directe avec une feuille ou une bractée. Il n'est donc pas irrationnel de regarder certaines tiges, celles des Cycadacées ou des Palmiers par exemple, comme constituées par une série de nœuds se suivant sans intervalles d'entre-nœuds.

Tout stipe présente au commencement la direction rectiligne et la forme relevée. Nous venons de voir comment la direction peut changer et le stipe se courber ou se renverser avec tout le corme dont il fait partie, par suite d'une inégalité latérale de développement. Il peut se faire aussi qu'il perde la forme relevée et se creuse pour ainsi dire, également par un développement inégal dans son centre et à sa périphérie. Dans certaines inflorescences, et notamment dans celles des Figuiers, dans l'infructescence des *Echinophora*, et surtout dans beaucoup de fleurs, c'est-à-dire toutes celles dont l'insertion de leurs parties appendiculaires est dite périgyne ou épigyne, l'accroissement en longueur du stipe est bientôt distancé par son accroissement en largeur, et puis la portion centrale du très jeune corme s'arrêtant presque, et sa portion périphérique grandissant toujours davantage, on voit celle-ci se soulever tout à l'entour, et le stipe passer à une figure plus ou moins concave. Cet arrêt de développement peut se manifester, non pas

au centre seulement au sommet organique du corme, mais dans différents points de sa surface, et il en résulte autant de fossettes dans le stipe; telle est l'origine des alvéoles dans le réceptacle d'un *Dorstenia* et d'un *Artocarpus*, dans le thalame d'un *Nelumbo* ou des Monimiacées pour y loger les pistils, des Mélastomacées pour y loger les étamines, dans le spermophore des *Cyclamen* et autres Primulacées; telle est aussi l'origine des loges de certains gemmulaires infères comme celui des *Mesembrianthemum*. Parfois l'arrêt de développement qui creuse un stipe au sommet se complique d'une inégalité latérale dans la croissance; c'est ce qu'on voit dans certains thalames, des *Melianthus*, des *Tapeinotes*, de l'*Heterotoma lobelioides*, qui s'allonge d'un côté en emportant avec lui une portion du calice et de la corolle, ou dans celui des *Pelargonium*, dont une moitié se trouve bien au-dessous de l'autre moitié, et forme avec une portion du périanthe un tube sur un côté du pédicelle floral, ou encore dans celui des Capucines et des Vochysiacées, qui est creusé d'un côté en sac ou éperon.

Je viens de rappeler que c'est surtout et presque exclusivement le stipe floral, ou thalame, qui se creuse de la sorte, et forme une *cupule* comme on l'a appelée. Un usage ancien voudrait qu'on le rapporte au périanthe, et qu'on l'appelle selon les cas *tube calicinal* ou *tube périgonial*, qu'il soit inséré sous le gynécée comme dans les Lythracées ou les Éléagnacées, ou dessus comme dans les *Œnothera* ou les Narcisses. Si à cette modification il s'en joint une autre spéciale des appendices floraux les plus internes, ceux du gynécée, qui se limitant à leur portion stylaire s'unissent pour fermer la bouche de la cupule, celle-ci produisant alors dans son intérieur les bourgeons qui plus tard deviendront les graines, se transforme par là en gemmulaire. C'est là l'origine manifeste et l'explication toute simple du gemmulaire dit *infère;* qu'autrefois on expliquait par la supposition toute gratuite, d'une soudure sur les côtés entre un gynécée central et toutes les parties de la fleur situées en dehors de lui.

Depuis les temps d'A. L. de Jussieu les termes d'*épigynie*, de *périgynie* et d'*hypogynie* sont devenus familiers, après qu'il les eût proposés pour marquer la position relative du gynécée et des autres parties florales et en particulier des étamines. Le terme d'épigynie est tout à fait propre parce qu'il traduit le fait vrai ; par contre l'hypogynie se confond avec la périgynie, à cause de l'extrême difficulté et souvent de l'impossibilité d'établir une ligne de démarcation entre les deux modes d'insertion dans les thalames aplanis, qui sont le plus grand nombre, et c'est pourquoi quelques auteurs ont proposé de les réunir sous le nom d'*amphigynie;* mais peut-être vaudrait-il mieux faire usage des termes suivants en regard d'épigynie : *épithalamie*, *épicalicie*, *épicorollie*, *épipérigonie*.

De la même manière que souvent tout le thalame est concave, une portion seulement peut prendre cette forme. La plupart des fleurs à corolle gamopétale portent les étamines insérées sur elle, ainsi qu'on a l'habitude de le dire, considérant comme une partie du tube corollin le corps tubuleux qui est au-dessous du lieu d'insertion des étamines, parce qu'il a la même apparence qu'au-dessus, bien qu'il doive être considéré plus justement comme la portion du thalame placée en dedans du calice, exhaussée et devenue concave. De même dans le *Pæonia Moutan*, le thalame se soulève entre l'androcée et le gynécée en un corps concave, et qui, façonné en guise d'outre, renferme ce dernier; la même chose a lieu dans beaucoup d'autres plantes (Agrumes, etc.), mais à un degré beaucoup moindre, il en résulte comme une écuelle placée sous le gynécée, ou même un simple bourrelet qui l'entoure à la base, ou comme autant d'écailles séparées. Un léger relief tout semblable du thalame peut exister, mais beaucoup moins fréquemment, entre la corolle et les étamines, comme dans le Réséda et autres plantes de la même famille. Des modifications analogues peuvent se rencontrer dans la partie supérieure des thalames, qui inférieurement sont transformés en gemmulaires infères; ainsi dans les Astéracées, les Rubiacées, les Gesnéracées, etc. C'est l'usage de nos jours de décrire toutes

ces protubérances thalamiques sous le nom collectif de *disques* : nom peu approprié en vérité, car il donne l'idée d'une forme qui n'est pas habituelle dans la partie qu'on désigne ainsi, et il a outre cela l'inconvénient encore plus grand d'être appliqué également à n'importe quelle apparence un peu insolite dans le thalame, ainsi par exemple quand (*Evonymus*, Jujubier, etc.) celui-ci se montre plus gonflé que d'habitude, ou quand (Amandier, *Rhamnus*, etc.) sa face interne prend une consistance glanduleuse, et à n'importe quelle modification semblable dans d'autres parties de la fleur, par exemple le gonflement basilaire des styles dans les Apiacées, qu'on qualifie aussi de disque épigyne.

Si l'accroissement périphérique du stipe se fait dans des proportions partout égales, le stipe devra rester cylindrique; s'il en est autrement, sa périphérie se relèvera en parties saillantes alternant avec d'autres parties déprimées. Ces saillies, qu'on observe fréquemment sur les tiges, prennent la forme de côtes longitudinales, qui sont toujours dans un rapport déterminé avec des feuilles isolées, ou avec tout une série de feuilles. Elles sont surtout très en relief dans les plantes cactoïdes, telles que : *Cereus*, *Echinocactus*, Euphorbes grasses, etc., chez qui elles sont même sujettes à se bifurquer au haut, et elles portent sur leur arête les touffes d'épines qui chez ces plantes sont des productions apophysales. On peut en observer aussi sur le stipe floral, notamment là où il s'est constitué en gemmulaire infère, soit sur sa face extérieure (Orchidacées, etc.), soit sur l'intérieure, où des côtes semblables, saillant dans la cavité gemmularienne, se couvrent de gemmules et se transforment ainsi en spermophores (Cucurbitacées, Aristolochiacées), qui eux aussi ont des rapports déterminés de position avec les appendices stylaires.

Il est facile d'établir une analogie entre les reliefs de la tige, et ceux que dans le thalame on réunit sous le nom de disque, et qui jadis on était porté à considérer plutôt comme des appendices atrophiés. Cette autre analogie, que j'établis ici entre les côtes externes d'une tige cannelée, et les côtes internes

d'un gemmulaire faisant office de spermophores, sera admise bien plus difficilement ; tellement on est encore, malgré toutes les démonstrations génétiques, sous l'empire de la théorie carpellaire, qui voudrait que tout gynécée se composât rien que d'un certain nombre de *feuilles carpellaires*, soudées ensemble pour former les gynécées complexes, et rentrant leurs bords pour former les *vraies* cloisons spermophores, soigneusement distinguées des fausses cloisons ayant quelque autre origine. Et pourtant, s'il est de toute évidence que dans une Renonculacée ou une Alismacée les gemmules sont une dépendance de parties appendiculaires du gynécée, qu'ailleurs les cloisons du gemmulaire représentent les bords rentrants de ces mêmes parties appendiculaires, il est tout aussi clair que dans beaucoup de plantes, et toujours dans celles à gemmulaire infère, les spermophores, ne pouvant leur être rapportés, doivent être regardés comme des saillies de la partie stipitale de la fleur.

La terminaison de la tige et des branches est souvent un bourgeon. Ailleurs elles se terminent en épines, ou s'arrêtent comme tronquées (*Carissa Arduina*) ou épuisées. De même dans les rafles d'inflorescence, C. Morren a décrit un cas anormal des plus singuliers, d'un *Gesnera* dont le sommet de la tige s'était épanoui en une feuille colorée et bien plus grande que les feuilles ordinaires de la plante. La terminaison du thalame est en général imperceptible ; et est il rare qu'il se prolonge au delà de ses dernières productions latérales, comme cela arrive pourtant dans les Nymphéacées, dans les fleurs staminifères des *Chamædorea* selon Schleiden, dans celles de beaucoup de Cucurbitacées et d'Euphorbiacées, où l'on a l'habitude de considérer cette partie terminale comme un rudiment de gynécée atrophié, mais tout à fait arbitrairement. Parfois, chez les Polygonacées par exemple, la terminaison du stipe thalamique est une gemmule. Ce qu'il y a de plus singulier sous ce rapport, c'est la structure des fleurs staminifères des genres *Naias*, *Euphorbia*, *Pedilanthus*, *Anthostema*, *Callitriche*, *Casuarina*, *Cyclanthera*, chez qui le thalame se prolonge directement dans l'étamine unique qui constitue l'an-

drocée de ces fleurs. Le style du *Cynocrambe* semble être une production centrale stipitale de l'anthogène.

Une modification tout à fait exceptionnelle et des plus singulières du thalame est celle qui fournit le gemmulaire infère des Rafflésiacées. Il est d'abord plein dans la très jeune fleur; plus tard il devient tout lacuneux dans son intérieur, et c'est sur les parois des lacunes intercellulaires que poussent enfin les gemmules (Solms).

Ce genre de modification intérieure prépare à celle qu'on voit affecter le stipe des gemmules, le nucelle : je veux dire celle qui saisit une des cellules constituantes du nucelle, et la transforme en organe femelle, en *oogone* ou *sac embryonnaire*, apte à développer dans son sein les oosphères, soit vésicules embryonnaires, soit corpuscules chez les Conifères (1).

On a cherché à établir une relation d'analogie entre les Phanérogames, surtout les Conifères, et les Prothallogames, en comparant les corpuscules, l'oogone et l'amande des premières, à l'archégone, la macrospore et le prothalle des secondes. Bien que ces analogies soient en grande faveur en Allemagne, il semblerait bien plus naturel d'en voir une entre e nucelle et l'archégone (ce qui entraînerait à l'analogie entre toute la gemmule et le prothalle, notamment quand il est très simple comme dans les *Isoëtes*, etc.), fondée sur la considération que ce sont également des organismes cellulaires d'abord homogènes, dont une cellule, en se différenciant, se transforme en oogone.

On peut aussi établir une comparaison entre l'organe femelle dans le régne végétal et celui des animaux. Chez ceux-ci l'*œuf* est une cellule spécialisée d'un corps cellulaire qui est

(1) C'est Al. Braun qui reconnut dans les corpuscules de R. Brown les oosphères des autres Phanérogames, puisque ce sont eux qui, après avoir subi la fécondation, produisent le proembryon et puis l'embryon. La différence qu'il y a entre l'oogone de la généralité des Phanérogames et celui des Conifères consiste en une organisation plus avancée chez ces derniers, avec leurs oosphères revêtues d'une membrane et l'oogone rempli de parenchyme, c'est-à-dire dans un état auquel les autres Phanérogames n'arrivent qu'après la fécondation.

l'*ovaire*, avec sa paroi propre (*membrane vitelline*), son contenu (*substance vitelline*), un nucléus et un nucléole (*vésicule* ou tache germinative) : l'œuf correspond donc à l'oogone, la tache germinative à l'oosphère, et le reste de son contenu plasmique à l'amande ; par conséquent l'ovaire correspond au nucelle. D'où l'on voit combien s'étaient fourvoyés les anciens anatomistes quand ils comparaient la graine végétale à l'œuf animal, et d'autres plus modernes qui appelèrent *ovule* la jeune graine, et *ovaire* son récipient, et combien eurent raison Endlicher et Schleiden quand ils proposèrent pour l'ovule le terme de *gemmule*, qui amène avec lui le terme correspondant de *gemmulaire* pour l'ovaire.

Entre toutes les Phanérogames, les Viscacées et les Loranthacées ont une gemmule toute spéciale. Les oogones sont des cellules de ce même stipe floral qui porte les pièces du périanthe (avec l'androcée, quand il existe) et plus intérieurement, les pistils réduits à leur portion stylaire. Ici donc, on peut dire que toute la fleur est une gemmule (et ensuite une graine), ayant son nucelle infère. Ce cas, jusqu'ici mal interprété, correspond, jusqu'à un certain point, à celui des Gnétacées où précisément dans le genre *Gnetum*, l'oogone se forme dans le nucelle, au-dessous de l'insertion du gemmulaire, où le nucelle lui-même devient par conséquent semi-infère.

La bifurcation, si commune dans les thalles, est très rare dans les stipes. Dans les seules Lycopodiacées et Sélaginellacées, elle est universelle et évidente ; elle se retrouve dans quelques Fougères, ou selon Hofmeister, dans toutes. On la nie en général parmi les Phanérogames, mais quelques-uns l'admettent, d'après les recherches de Kaufmann, dans les inflorescences de certaines Borraginacées. M. Clos est le seul à l'admettre d'une manière générale, sous le nom de partition, dans les inflorescences de Borraginacées, Brassicacées, Rosacées, Cistacées, Solanacées, etc., partout enfin où il existe des pédoncules et pédicelles extra-axillaires : mais ceux-ci s'expliquent tout autrement si on les rapporte à la catégorie des *pulvinaires* que nous avons étudiée plus haut.

Les productions pileuses, ou trichomes du stipe, se montrent habituellement après les apophyses; rarement, comme dans l'*Utricularia* (Pringsheim), apparaissent-elles sur le cormogène avant sa différenciation en stipe et en apophyses; elles peuvent se produire aussi beaucoup plus tard sur des parties vieillies, comme cela a lieu pour le chevelu si singulier qui se développe après la floraison sur les pédicelles stériles du Fustet (*Rhus Cotinus*). Elles peuvent prendre une disposition régulière, ainsi que cela se voit pour les bandes de poils qui sont sur la tige du Mouron des oiseaux (*Stellaria media*), ou pour celles qui, dans certaines Jungermanniacées (*Plagiochila asplenioides*, etc.), se substituent à une série de feuilles. Ces productions pileuses peuvent revêtir, outre la structure de poils proprement dits, d'épines, etc., celle de rhizines ou d'archégones et d'anthéridies, ceci dans les Muscinées cormophytes.

L'ordre dans l'apparition successive des apophyses sur le cormogène est en prévalence de bas en haut, c'est-à-dire dans une direction progressive ascendante. C'est ce qu'on peut considérer comme la règle ; mais les exceptions ne manquent pas, surtout dans les fleurs, où il y a maint exemple de direction descendante régressive. Ainsi, le calice apparaît après la corolle et l'androcée dans les Dipsacacées (Duchartre), Valérianacées, Rubiacées (Payer) et Astéracées, — la corolle après l'androcée dans certains *Hypericum* et Tilleuls (Hofmeister), — les écailles périgoniales après l'androcée dans les Poacées triandres (Payer), — la corolle avec l'androcée après le gynécée dans les Phaséolacées (Hofmeister), — le verticille extérieur d'étamines après le verticille intérieur dans nombre de familles diplostémones comme Géraniacées, Zygophyllacées, etc. (Hofmeister), — de même dans les *Cuphea* où, en outre, la corolle apparaît après l'androcée (Koehne), — les étamines successivement plus externes après les internes dans l'androcée polystémone du Thé, des Cistes et du Caprier (Payer), — les étamines les plus internes après les pistils dans les Rosacées polystémones comme la Rose, la Ronce, etc., ou dans le

Grenadier (Hofmeister), — enfin, les gemmules sur le spermophore des Primulacées de haut en bas (Duchartre). Mais outre les fleurs, nous avons une autre exception fournie par les Chênes, par le Châtaignier, par le Hêtre, dans leur involucre, dont les bractées internes, si manifestes lors de la fructescence, apparaissent après la formation des fleurs. Dans les gemmules enfin, c'est une règle sans exception que les téguments apparaissent en direction descendante, c'est-à-dire l'extérieur après l'intérieur quand il y en a deux, et l'arille en dernier lieu quand ce troisième tégument se forme.

Les apophyses placées dans un même plan paraissent simultanément. Cependant il y a des exceptions : ainsi dans les verticilles foliaires des Characées et du *Salvinia* étudiés par Pringsheim, l'apparition est successive, et il en est de même dans les calices en général et dans plusieurs périgones, et dans l'androcée de certaines Aizoacées et Polygonacées suivant Payer, où des apophyses nouvelles viennent s'interposer latéralement entre d'autres apparues antérieurement. Il est vrai que dans ces cas on pourait en inférer qu'il s'agit non pas de vrais, mais de faux verticilles. Dans la fleur papilionacée étudiée par Payer, les apophyses de tous les verticilles naissent de l'avant à l'arrière de la fleur, tandis que le contraire a lieu dans les Résédacées où elles naissent de l'arrière à l'avant.

Tout ce procédé d'apparition successive des apophyses sur le cormogène peut s'effectuer rapidement ; il en est ainsi pour la formation de beaucoup de fleurs, peu de jours y suffisent. Ailleurs, il est beaucoup plus lent, par exemple dans le développement à peine perceptible des bourgeons dans nos climats depuis l'automne jusqu'au printemps. Il est excessivement lent dans certains cas spéciaux : ainsi, le rhizome de l'*Ophioglossum vulgatum* ne donne qu'une feuille chaque année (Al. Braun), et la production en est aussi très lente dans les autres Ophioglossacées.

A part quelques rares exceptions, les apophyses se succèdent sur le cormogène à une distance verticale minime. L'écartement horizontal de l'une à l'autre varie à l'extrême, non seu-

lement de plante à plante, mais sur la même plante et sur le même stipe, et ne semble être soumis qu'à une seule loi générale, c'est que chaque apophyse successive tend à surgir dans l'espace libre correspondant au-dessus des deux apophyses précédentes. C'est la loi dite d'*alternance*, qui s'oppose à la superposition directe des apophyses, et qui préside à ce qu'on a appelé leur symétrie, c'est-à-dire à leur distribution sur le stipe. Elle ne paraît souffrir que bien peu d'exceptions, si ce n'est dans la fleur. Je n'en connais qu'un avéré pour les feuilles, fourni par le *Potamogeton densus*, dont les feuilles opposées se superposent sur deux lignes. On a cité comme cas exceptionnel d'appendices foliaires superposés sur une ligne unique d'un côté du stipe ceux des Ricciées, plantes thallophytes et en même temps foliifères à leur face inférieure : sit ant est qu'on ne doive pas, avec M. Kny, refuser la qualité de feuilles aux petites lames qui revêtent cette face du thalle ; on aurait pu citer aussi les lames semblables du genre voisin *Targionia*, disposées sur deux lignes collatérales et opposées d'une ligne à l'autre. Dans les fleurs, on trouve assez fréquemment une autre disposition substituée à l'alternance et qui en est précisément l'inverse, la *contreposition*(1), quand les membres de verticilles successifs sont placés vis-à-vis les uns des autres au lieu d'alterner, comme dans les fleurs staminifères de la plupart des Urticacées qui consistent en deux verticilles contreposés. C'est ce qui a lieu plus spécialement pour les membres de l'androcée, par rapport au périanthe, comme dans la Vigne, dans les Primulacées, les Chénopodiacées, etc,, et quelquefois par rapport au gynécée, comme dans les Iridacées. Il faut pourtant dire que ce cas, outre qu'il est le moins fréquent, n'arrive presque jamais pour plus de deux verticilles consécutifs, et que l'on regarde comme extraordinaire la fleur de *Sabia* qui a trois verticilles contreposés ; c'est pourquoi l'on considère la contreposition comme une exception à la règle de l'alternance,

(1) On dit généralement *opposition*, mais celle-ci est proprement la disposition sur deux côtés opposés d'un stipe. Payer disait *superposition*, terme qu'il faudrait réserver pour les cas de contreposition à des hauteurs différentes.

et l'on a cherché à l'expliquer en supposant, tantôt la disparition par avortement d'un verticille intermédiaire qui aurait alterné avec les deux verticilles contreposés et rétabli ainsi l'alternance générale, tantôt la production par dédoublement des membres d'un verticille, de ceux qui se trouvent placés devant eux.

Plus tard, nous pourrons rechercher la valeur de ces hypothèses ; cependant on peut faire, dès à présent, la réflexion qu'il n'y a, *a priori*, aucune nécessité organique pour l'alternance constante dans les verticilles d'une fleur, si l'on suppose chaque verticille produit par le rapprochement extrême de deux, auquel cas ces verticilles doublés seraient contreposés en succession et non point alternants. Ceci n'est point une supposition gratuite, comme le prouve l'exemple de la Garance, qui, dans ses turions, présente d'abord des écailles opposées à chaque nœud et alternantes d'un nœud à l'autre, auxquelles succèdent des verticilles de quatre feuilles exactement superposées d'un nœud à l'autre, et qui auraient été, par conséquent, contreposées dans le cas hypothétique du rapprochement extrême des nœuds.

Dans quelques cas, qui ne sont pas très rares, les verticilles prennent une disposition exactement intermédiaire entre l'alternance et la contreposition ; c'est ainsi que, dans le périanthe des Brassicacées, il y a deux sépales extérieurs, puis deux autres sépales intérieurs alternants avec les premiers, puis quatre pétales qui rendraient dimère tout le périanthe s'ils se suivaient dans le même ordre ; mais comme ils forment un seul verticille ils se disposent obliquement de manière à croiser les quatre sépales et à alterner avec leurs deux verticilles en même temps ; c'est ainsi encore que, dans les *Potamogeton*, l'androcée est de quatre étamines en deux verticilles alternants, puis viennent quatre pistils qui alternent avec les étamines, comme si celles-ci formaient un seul verticille.

On a une autre déviation de la loi d'alternance dans les *Asarum*, par exemple, où deux verticilles trimères alternants du périgone sont suivis de trois verticilles hexamères de l'an-

drocée et du gynécée, alternants entre eux, mais dont le premier a ses membres successivement alternants et contreposés aux pièces intérieures du périgone; ou bien encore, par exemple, dans le *Cytinus*, où un périgone tétramère est suivi d'un androcée ou d'un gynécée d'un seul verticille 6-mère ou 8-mère.

Par suite de l'alternance, les apophyses verticillées par deux (opposées) ou par plus de deux forment nécessairement le long du stipe des files verticales ou légèrement obliques, en nombre double des membres des verticilles, et qui vont par conséquent de quatre ou de six, nombres les plus fréquents, à un nombre très grand dans les *Myriophyllum*, l'*Hippuris* ou les Prêles. Les apophyses éparses (1) forment de même des files (elles sont fortement inclinées dans les *Pandanus*), dont le nombre dépend de l'écartement horizontal des apophyses, c'est-à-dire de leur *arc de divergence*. De là, en premier lieu, la disposition *distique* ou sur deux files opposées, avec l'arc de divergence égal à $\frac{1}{2}$ de la circonférence du stipe; très rarement a-t-on les deux files collatérales, c'est pourtant ce qu'on voit à la face inférieure du thalle du *Lunularia* pour ses lamelles foliaires, et pour de vraies feuilles à la face supérieure du rhizome rampant du *Pilularia*, des *Marsilia*, de diverses Fougères, telles que *Pteris aquilina* ou *Polypodium vulgare*. Puis les dispositions *tristique*, *tétrastique* et ainsi de suite, indiquées par des arcs de divergence de $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, etc., de la circonférence, jusqu'à un maximum jusqu'ici noté de cent quarante-quatre files, qui est, selon quelques observateurs, le nombre des rangées de bractées dans une inflorescence vigoureuse de Soleil, et jusqu'à un minimum de divergence de $\frac{2}{27}$ à $\frac{3}{27}$, vérifié par Braun pour les bractées de l'*Acorus Calamus;* mais ces petites divergences sont fort rares, et en général elles oscillent entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$. Naturellement, la ligne imaginaire qui joindrait, selon leur ordre de succession, les bases d'insertion des apophyses

(1) On dit ordinairement *alternes*, mais ce terme ayant une autre signification, celle dans laquelle nous l'avons employé jusqu'ici, ne peut pas servir à désigner aussi la disposition des apophyses solitaires à chaque nœud.

éparses, décrirait autour du stipe une hélice ascensionnelle, dont un seul tour suffit pour ramener dans la position distique ou tristique une troisième ou une quatrième apophyse au-dessus d'une première prise pour point de départ, dont il faut ordinairement un nombre toujours croissant de tours pour obtenir le même résultat quand les files sont plus de trois; et il est facile de voir que, dans tous les cas, l'arc de divergence sera indiqué précisément par une fraction dont le numérateur sera le nombre des tours de l'hélice pour aller d'une apophyse à celle qui lui est immédiatement superposée, et dont le dénominateur sera le nombre des apophyses de la première à la dernière.

Tels sont les résultats essentiels positifs de beaucoup d'études qu'on a faites sur ce sujet, après que C. J. Schimper, Al. Braun et les frères Bravais eurent ouvert la voie avec leurs écrits classiques. Cependant les botanistes, non contents de cela, furent induits, par l'apparence mathématique que ce genre de recherches revêtait, grâce à ces lignes géométriques et à ces nombres, à s'en occuper comme de problèmes de mathématiques. Ils se préoccupèrent de chercher un angle de divergence moyen unique, et crurent l'avoir trouvé dans l'angle de 137° 30′ 28″, irrationnel à la circonférence de 360 degrés. En examinant les fractions qui expriment les angles de divergence, ils virent qu'on pouvait en faire certaines séries bien connues, où chaque fraction successive résulte dans le numérateur et dans le dénominateur de l'addition des termes correspondants des deux fractions précédentes; lesquelles séries ayant une formule générale, chacun de ses membres se trouve être une autre expression d'une certaine fraction continue, etc. Et entrés dans cette voie, les botanistes y persévèrent en appliquant le calcul à une matière qui n'en est pas susceptible, puisque les faits naturels relatifs aux organismes ne se présentent jamais avec la rigoureuse détermination qu'il faudrait pour cela. Ajoutons que cette oiseuse application des mathématiques est demeurée tout à fait stérile, n'ayant donné aucun résultat que l'observation n'eût

déjà fourni auparavant et qu'on ne puisse exprimer sans formules; c'est un résultat auquel on devait s'attendre, si l'on avait noté dès le début que la base de toutes ces manipulations de chiffres, c'est-à-dire les séries rappelées plus haut, est entièrement arbitraire.

On a disputé pour savoir quelle est la disposition fondamentale des apophyses, si celles qui sont éparses doivent être considérées telles par suite d'une dissolution, pour ainsi dire, d'un verticille, ou si les apophyses verticillées et opposées le sont par une espèce de fusion de nœuds. La vérité est qu'à un nœud il y a tantôt plus de deux apophyses équidistantes dans le même plan horizontal, tantôt deux, tantôt une seule unilatérale, sans que pour cela aucun de ces faits se manifeste comme dépendant d'un autre. Ajoutons que les feuilles fasciculées des Mélèzes ou des Pins, les feuilles géminées de beaucoup de Solanacées, celles de certaines Conifères, comme le *Thuia gigantea*, ou de l'*Acacia verticillata*, ayant l'apparence d'être verticillées, les faux verticilles, si fréquents dans les fleurs, et souvent si difficiles à distinguer des vrais, sont autant de faits qui démontrent les connexions intimes entre les divers modes de distribution des apophyses, démontrées également par leurs fréquents changements de distribution, soit normaux, soit anormaux, sur un même stipe.

Les observations qui précèdent se rapportent à la symétrie des apophyses sur leur stipe ; et toutes les fois que ce stipe est isolé, elles ne peuvent en avoir d'autre. Mais quand il est en connexion avec un autre stipe dont il provient, ses apophyses ont une relation de position avec lui : ou elles lui sont adossées (contreposées), ou dans la position inverse (opposées), ou placées d'une façon intermédiaire, de côté; ce qu'on traduit généralement par les expressions de *postérieures*, *antérieures* et *latérales*. Les considérations de détail dans lesquelles on peut entrer à ce sujet sont des plus intéressantes, et trouvent leur application la plus importante dans l'étude de la symétrie florale.

Des torsions (Fumariacées, Orchidacées, *Trifolium resupi-*

natum), des courbures (Violette, *Erythrina*) peuvent masquer cette symétrie. Une cause beaucoup plus fréquente, qui donne le même résultat, est l'inégalité de développement des membres d'un même verticille. Déjà on l'aperçoit dans les paires de feuilles de certaines plantes, telles que le *Stellaria media*, le *Lychnis alba*, des Rubiacées, des Acanthacées, des Mélastomacées ; et c'est elle qui donne les fleurs dites *irrégulières* (ou *zygomorphes* par les Allemands), par opposition aux *régulières* (ou *actinomorphes*), qu'elles le soient en totalité dans tous leurs verticilles, ou dans quelques-uns seulement, avec le plus grand développement tout d'un même côté de la fleur, ou bien plus souvent de côtés opposés pour divers verticilles, tantôt de l'arrière à l'avant, tantôt latérale ou oblique. Poussée à l'extrême, cette inégalité amène l'atrophie et finalement l'avortement ou disparition totale de quelque membre. C'est ce qui a lieu, selon Irmisch, pour les feuilles du *Cynocrambe*, et indubitablement pour beaucoup d'appendices floraux, comme il est prouvé par l'analogie entre des plantes voisines, dont les unes ont une partie donnée de la fleur à l'état normal, d'autres l'ont atrophiée, d'autres n'offrent plus rien que sa place vide. On acquiert ainsi la conviction que les Corolliflores qui ont un androcée tétramère ou dimère dans une fleur pentamère, les Poacées à périanthe et à androcée réduits, l'*Amorpha* à corolle réduite, les *Hibbertia* à androcée unilatéral, sont dans cet état par suite d'un phénomène d'avortement. Dans ces cas et d'autres semblables, l'induction qu'on tire de l'analogie seule est logique et légitime ; en d'autres termes, on déclare qu'une partie manque dans une fleur, pour la raison qu'elle se trouve présente dans une autre fleur ayant la même structure pour tout le reste. L'induction est confirmée par des faits tératologiques qui ne sont pas rares, par exemple, celui de la cinquième étamine qui reparaît dans les Linaires pélories, ou celui des *Iris* qui quelquefois développent les trois étamines habituellement absentes. Toutefois, quand on raisonne ainsi par analogie, on ne peut jamais procéder avec trop de prudence ; car, il faut bien le dire, cette méthode de raisonne-

ment a conduit bien souvent à des conclusions peu justifiables, par suite du désir qu'on a eu, dans l'étude des fleurs, de les ramener toutes à un petit nombre de plans de symétrie, ou même à un seul, ainsi qu'on peut s'en assurer en lisant les écrits de de Candolle, qui fut l'ardent avocat de la théorie des avortements, jusqu'aux écrits contemporains inspirés des mêmes idées.

Le phénomène inverse de l'hypertrophie de quelque partie florale au point de la faire changer de nature et de masquer la symétrie, ainsi que cela se voit dans les *Canna*, est beaucoup plus rare. Très souvent, au contraire, ce résultat est donné par deux autres phénomènes, la division des apophyses florales, et leur union, conséquences fréquentes de leur développement.

Un des résultats les plus habituels du développement des apophyses simples est leur division, quand, par suite d'une croissance inégale sur leurs bords, certaines parties deviennent saillantes sur le reste et constituent des lobes plus ou moins prononcés. De là toutes les formes de feuilles lobées, jusqu'aux plus composées, ainsi que l'origine des vrais stipules ; de là les divisions beaucoup plus rares des enveloppes florales, les paires d'étamines de l'*Adoxa* ou des Brassicacées, les étamines triples des Lauracées, les étamines multipliées des Agrumes (Payer), les styles subdivisés de plusieurs Euphorbiacées. Un procédé semblable peut dédoubler l'appendice, c'est-à-dire le partager entre deux plans parallèles ; d'où viennent les ligules des Poacées, des *Melianthus*, des *Potamogeton*, de l'*Houttuynia*, les portions fertiles des sporophylles des *Ophioglossum*, les écailles de la corolle de certaines Dianthacées et Borraginacées, ou du Laurier-rose, la couronne périgoniale des Narcisses et autres Amaryllidacées. Enfin, il peut se faire qu'il y ait division latérale et dédoublement en même temps, comme dans les pétales du Réséda, dans les étamines du Ricin (Payer), des Malvacées (Duchartre), des espèces d'*Hypericum* qui en ont un faisceau là où des congénères n'en ont qu'une seule.

L'inverse de ce phénomène est celui où deux ou un plus grand nombre d'apophyses, d'abord séparées, se montrent ensuite unies ensemble. On l'a désigné sous le nom de *soudure*, qui ayant été appliqué à des ordres de faits très différents, a besoin d'être mieux précisé et restreint à un seul.

On peut dire qu'il y a une vraie soudure toutes les fois que deux parties qui ont existé séparément jusqu'à un moment donné, contractent ensuite entre elles une adhérence au moyen d'un lien réciproque. Ainsi comprise, la soudure n'est pas chose fort commune. Il y en a pourtant des exemples : dans tous les pétales des *Phyteuma*, et dans les deux pétales intérieurs des Fumariacées soudés ensemble par leur sommet; dans les anthères de presque toutes les Astéracées et autres familles voisines, soudées par les côtés de manière à former un tube autour du style; dans les anthères et en partie dans les filaments des Balsaminacées (Payer); dans les styles des *Apocynum*, des *Vinca* et autres Apocynacées, qui de deux deviennent un seul, des Asclépiadacées dans leur extrémité stigmatique, où il y a, en outre, soudure des anthères sur tout le contour du stigmate (Payer); dans les anthères et les stigmates des *Strelitzia*, soudés avec deux pétales qui les enveloppent; dans l'anthère des *Naias*, soudée avec le périgone intérieur (Magnus); dans les pistils des Rosacées pomifères, pressés au fond d'une cupule charnue et se soudant latéralement ensemble; dans ceux des Hellébores et genres voisins, d'abord ouverts du côté intérieur et puis fermés par une soudure de leurs bords; dans les gemmules du *Cynomorium* et autres Balanophoracées, dont la surface se soude à la paroi de la cavité gemmularienne. Dans ces cas, la soudure peut être effectuée par une espèce de greffe par approche, qui fait que les tissus des parties soudées s'unissent intimement et se confondent, c'est ce qui a lieu pour les styles des Asclépiadacées et des Apocynacées; mais il arrive plus souvent que la soudure est la conséquence d'une production de papilles saillantes sur les deux surfaces en contact, qui s'encastrent ensemble de l'une à l'autre et les font adhérer plus ou moins fortement,

étant aidées quelquefois par la sécrétion d'un liquide visqueux, comme c'est le cas pour les anthères des Astéracées.

Tout autre est le procédé qui préside à la formation de la plupart des calyces gamosépales, ou des corolles gamopétales, ou des étamines monadelphes et autres parties semblables.

Pour s'en rendre compte, que l'on observe une très jeune fleur de quelque Lamiacée. Sur le cormogène hémisphérique ndivis qui la représente tout d'abord, on verra apparaître successivement, et de l'arrière à l'avant, cinq apophyses placées en cercle et distinctes les unes des autres, mais qui bientôt, élargissant leur base, se réunissent, on pourrait dire qu'il y a confluence entre elles, et il en résulte une base commune faite en anneau, qui ensuite en croissant, surtout par le bas, s'exhausse par degrés et devient un tube. C'est là précisément le tube du calice, comme les apophyses primitives en sont les lobes. Lors de la première confluence de ceux-ci, cinq autres apophyses apparaissent sur le cormogène en alternance avec les lobes calicinaux, et ce sont les futurs lobes de la corolle, lesquels se réunissent ensuite par le même procédé d'élargissement basilaire, et ils marquent ainsi le commencement de la partie supérieure du tube corollin. Après l'apparition de la corolle a lieu celle des étamines et de la même manière; mais celles-ci continuent à rester disjointes, seulement elles sont bientôt soulevées par la croissance de la base commune qu'elles ont avec la corolle, et qui finit par former la partie inférieure du tube corollin. En dernier lieu apparaissent deux pistils, sous forme de bourrelets semi-lunaires placés l'un en face de l'autre, et de leur confluence résulte la formation du gynécée.

Il est évident que le procédé que nous venons de décrire ne peut en aucune façon se comparer au précédent; ce n'est pas une soudure de parties préexistantes au complet, ce n'est pas même une *soudure congénitale*, comme on a voulu l'appeler, pour dire qu'il s'agit de parties distinctes, mais unies ensemble en naissant, connées. Ce sont des parties d'abord

disjointes qui ensuite se réunissent par un procédé tout particulier de croissance par le bas, procédé qu'à défaut d'une appellation plus apte j'ai désigné par celle de *concrescence*.

Il n'arrive pas toujours que la croissance soit si manifestement basilaire. Dans quelques cas le temps de l'apparition des appendices sur le cormogène floral est tellement rapproché de celui de leur base commune, qu'on reste dans le doute pour déterminer lequel des deux faits est postérieur à l'autre, et il n'est pas surprenant que des observateurs très habiles aient décrit de deux manières différentes une même formation, par exemple celle de la corolle dans les genres *Rubia* et *Globularia*. Mais dans d'autres cas les appendices d'un verticille apparaissent véritablement connés, constituant un corps unique, un bourrelet continu, pour se montrer disjoints seulement plus tard, quand par l'effet d'un accroissement apical du bord supérieur de ce corps jusque-là unique, poindront des reliefs représentant autant d'appendices; il en est ainsi pour les gaines foliaires des Équisétacées, selon Hofmeister et Reess, pour certains gemmulaires, des Euphorbiacées par exemple, ou certains périanthes tel que celui du *Cynocrambe*.

Donc soudure, concrescence, connation, sont trois phénomènes différents et qu'il ne faut pas confondre.

L'union peut se faire entre parties semblables, ou entre parties dissemblables, d'un même verticille, ou de verticilles successifs. L'union collatérale est excessivement fréquente, on l'a déjà dans certaines feuilles opposées, des Chèvrefeuilles par exemple, dans les stipules du *Coronilla scorpioides*, de divers *Astragalus*, de la plupart des Rubiacées, ou dans les bractées des Euphorbes, des *Astrautia;* mais c'est surtout dans les verticilles floraux qu'elle se manifeste, et au plus haut degré dans le plus intérieur de tous, celui des pistils du gynécée, dont l'union si souvent complète en cache le nombre. Le calice d'un *Scutellaria*, ou l'androcée de beaucoup de Cucurbitacées, fournissent aussi des exemples de symétrie masquée par l'union. L'union entre deux verticilles consécutifs alternes tend à en porter les membres sur une même

ligne, d'où la réduction apparente des deux verticilles en un seul avec duplication du nombre de ses membres. C'est dans ces cas que se trouve précisément l'androcée de beaucoup de genres de Légumineuses, chez qui (à part les recherches génétiques) l'observation des étamines qui se présentent alternativement plus grandes et plus petites, ainsi que les comparaisons avec les genres à étamines complètement disjointes, peuvent seules faire reconnaître la vraie symétrie des fleurs de ce groupe.

Quand dans une fleur plusieurs des causes qui peuvent en masquer la symétrie concourent ensemble, la recherche de celle-ci est plus difficile et quelquefois problématique. Les Orchidacées, les Malvacées, les Brassicacées surtout en sont des exemples bien connus.

Nous pouvons maintenant passer à l'examen plus particulier des apophyses simples, c'est-à-dire des appendices.

Mais observons d'abord que les appendices et le stipe étant réellement les parties différenciées d'un même tout, le corme, il est naturel que la distinction entre elles ne soit pas toujours au même degré. Elle est ordinairement très marquée, qu'on la cherche dans les feuilles par opposition à la tige, ou dans les bractées d'une inflorescence par rapport à sa rafle, ou dans les appendices floraux, pétales, étamines, etc., par rapport au thalame qui les porte. Cependant, dans certains cas, les différences apparaissent moindres, et d'autres fois elles sont tellement réduites qu'on reste dans le doute si réellement elles sont suffisantes pour faire considérer une plante comme cormophyte plutôt que comme thallophyte. Les Characées sont dans ce cas. Ce type si distinct de plantes aquatiques possède une tige filiforme qui porte aux nœuds un verticille de feuilles, qu'aujourd'hui, après les recherches d'Al. Braun, on considère comme telles parce qu'elles ont un développement défini et parce que c'est de leur aisselle que partent les branches, et pourtant par leur conformation extérieure, par leur structure interne, par la faculté qu'elles ont de produire elles-mêmes d'autres petites feuilles verticil-

lées aux nœuds qu'elles possèdent, et celles-ci d'autres encore, elles reproduisent les caractères de la tige, dont on ne les distinguait pas autrefois quand on regardait le corps de ces plantes comme un thalle comparable à celui de certaines Floridées (*Batrachospermum*, *Echinoceras*, *Polysiphonia*, *Chondriopsis*, *Spyridia*, *Acanthophora*, etc.) qui ont des divisions plus petites placées en verticilles autour d'un stipe plus grand et auxquelles de bons observateurs n'hésitent même pas à appliquer le nom de feuilles.

Le caractère adopté dans les Characées pour distinguer les feuilles de la tige, c'est-à-dire le développement défini dans les premières et indéfini dans la seconde, ailleurs se trouve être fautif. Beaucoup de tiges ont un développement défini, et le corme dont elles font partie ne peut croître au sommet que par la substitution successive de branches les unes aux autres, et certains *Selaginella*, le *S. lævigata* par exemple, ont la tige indéfinie, mais avec les branches latérales définies et elles-mêmes ramifiées de manière à prendre l'apparence d'une feuille composée; et d'un autre côté les feuilles de certaines Fougères, comme *Gleichenia*, *Mertensia*, *Lygodium*, etc., ou de certaines Méliacées, comme *Guarea* et *Trichilia*, vont de l'avant si longtemps dans leur développement apical qu'on ne peut guère le qualifier de défini. Le caractère de la production des branches à leur aisselle est plus fautif encore pour distinguer les feuilles, parce que bien des fois les branches partent d'ailleurs; dans les Mousses par exemple, c'est la règle qu'elles soient extra-axillaires. La durée sert encore moins, car si en général la tige et ses répétitions, c'est-à-dire les branches, sont de longue durée, parfois, comme dans le Cyprès chauve de la Louisiane (*Taxodium distichum*), il y a des ramilles qui, après une saison, tombent comme des feuilles; celles du *Castilloa elastica* se comportent demême, et dans certaines Euphorbiacées à rameaux foliacés ceux-ci tombent, les branches persistantes étant produites par les bourgeons placés à leur aisselle (Lynch). Il n'est pas nécessaire de parler de la diversité de forme : déjà, dans les Characées mentionnées plus

haut, il n'existe pas de différence, et puis on connaît trop les exemples de tiges et de branches ayant l'apparence foliacée, dans la Raquette, le Houx-frelon, les *Phyllocladus*, les *Xylophylla*, le *Polygonum platycladon*, etc., chez qui l'on peut observer en outre que la disposition des fibres tend à s'assimiler à celle des nervures des feuilles. Enfin, à l'instar des feuilles, il arrive assez souvent que deux côtés opposés d'un rameau présentent des propriétés différentes : les rhizomes horizontaux des Rhizocarpées et de plusieurs Fougères produisent des feuilles seulement en dessus, les inflorescences qu'on appelle scorpioïdes n'ont des fleurs que d'un côté, il y a une diversité de productions foliaires sur les divers côtés des rameaux de *Selaginella*, de Jungermanniacées, de Conifères, etc., et enfin la différence est poussée à l'extrême dans les cladodes des *Lemna*. Donc, sous tous ces rapports il manque un caractère de distinction absolue entre la tige et les feuilles, entre le stipe et les appendices dans le corme.

Au reste, il est souvent ardu, pour ne pas dire impossible, de décider où dans un corme finit le stipe et commence l'appendice. Si beaucoup de feuilles, par exemple, se détachent nettement de la tige parce qu'elles ont une base d'insertion étroite et bien définie, beaucoup d'autres ne sont pas faites ainsi ; au contraire, dans le bas elles se confondent plutôt avec la tige, surtout si elles sont décurrentes, comme on dit, c'est-à-dire si avec leurs bords latéraux (*Silphium*, *Sonchus*, *Polymnia*, *Scolymus*, *Verbesina alata* et beaucoup d'autres Astéracées et plantes d'autres familles), ou avec toute la largeur de leur limbe (*Podocarpus*, etc.) elles descendent longuement sur la tige, faisant en sorte que leurs parties décurrentes soient comme des ailes lui appartenant en propre (*Acacia alata*, *Genista sagittalis*, *Lathyrus*, etc.), ou qu'elle ait presque l'apparence d'être constituée par leur confluence. Notons en passant que ces décurrences, tantôt limitées à un entre-nœud ou portion d'entre-nœud, mais tantôt étendues à plusieurs entre-nœuds, et même jusqu'à la rencontre avec une autre décurrence placée dans la même ligne verti-

cale, suffisent pour démontrer l'erreur d'une théorie morphologique qui eut jadis son moment de vogue, celle de Gaudichaud, qui proclamait l'individualité du *phyton* végétal constitué par un entre-nœud avec sa feuille au sommet et sa racine (latente) à la base. Rien de plus instructif, au reste, pour éclaircir cette question que la comparaison des Conifères entre eux; il s'y trouve d'une part, l'*Abies pectinata* ou l'*A. Pinsapo*, ayant des feuilles parfaitement distinctes de la branche qui les porte, de l'autre part, l'*A. excelsa*, les Cyprès, les Thuias, les *Libocedrus*, etc., où l'on ne voit pas la branche parce qu'elle est toute recouverte, et même on peut dire constituée extérieurement par les décurrences des feuilles, et puis des exemples intermédiaires dans les Araucarias ou dans l'If. Parfois la connexion intime de l'appendice avec la portion du stipe placée sous lui n'est pas révélée aussi clairement par des proéminences externes, mais elle l'est par des lignes descendantes de poils (*Cynocrambe*, *Stellaria media*, etc.) qui correspondent aux feuilles ou aux espaces intermédiaires aux feuilles, ou bien par une simple différence de coloration du tissu, comme on peut l'observer dans certaines fleurs monstrueuses prolifères de la Rose mousseuse, qui du centre se prolongent en une branche sur laquelle se trouvent disposés à diverses hauteurs d'abord des pétales et puis des feuilles, et de la base des uns et des autres il descend le long de la branche des bandes correspondantes pour la qualité du tissu, celles des feuilles étant vertes et mousseuses, celles des pétales décolorées et lisses. De même sur bien des thalames concaves, surtout s'ils constituent un gemmulaire infère, on aperçoit clairement les décurrences des appendices du périanthe placés sur le bord, au point qu'il en est résulté la persuasion générale qu'il s'agit de parties d'un même tout, tellement qu'on a considéré dans ce cas le thalame comme tube du calice ou du périgone, en y ajoutant la fiction d'une soudure à l'intérieur avec le gemmulaire quand celui-ci est infère (voyez les Lythracées, les Œnothéracées, les Valérianacées les Campanulacées, etc.).

Ici revient la question de l'origine des spermophores. Les considérations que je viens d'exposer sur le manque d'une distinction absolue entre le stipe et l'appendice aideront à la résoudre, si l'on veut bien se laisser guider par les faits visibles et renoncer aux théories exclusives. Comme je l'ai déjà rappelé, l'origine des spermophores est multiple; tantôt ce sont des dépendances évidentes des pistils (Hellébores), ou la terminaison également évidente du thalame (Primulacées), et tantôt ils ont des relations telles qu'on doit les considérer presque comme des décurrences des pistils sur le thalame concave, à la façon des ailes ou des côtes qui garnissent les tiges, ou bien ils participent de la nature du thalame et des pistils d'une manière encore moins claire. Schleiden, peu persuadé de ce qui est pourtant un fait, avança dans le temps une théorie qui donnait à tous les spermophores sans exception une origine unique, stipitale; et pour expliquer les spermophores pariétaux, il avait dû recourir à la supposition gratuite d'une ramification du stipe avec soudure des rameaux aux bords des appendices pistillaires. Payer, suivant la même voie, s'est beaucoup préoccupé, dans ses beaux travaux d'anthogénèse, de la distinction entre la partie stipitale et la partie appendiculaire des gynécées : entreprise ardue et vaine, parce qu'ici le corme se prête moins qu'ailleurs à cette distinction de parties, et quand on veut l'établir ce n'est souvent que tout à fait arbitrairement qu'on y parvient. Par exemple, certaines fleurs, des *Aristolochia* entre autres, quand elles sont très jeunes, se présentent faites en vase à bord entier, ensuite l'apparition d'un bourrelet transversal dans la partie intérieure du vase le divise en deux portions, l'une inférieure ou gemmulaire que l'on considère comme stipitale, l'autre supérieure ou périgone qu'on regarde comme appendiculaire, mais jusqu'alors c'étaient des parties d'un même tout, et même dans le périgone mûri son tube se montre certainement plus semblable au gemmulaire qu'à la lame périgoniale. N'est-ce pas aussi une chose tout arbitraire que d'attribuer une nature appendiculaire au vase tout semblable qui s'élève tout d'une

pièce du thalame d'une Primulacée pour en former le gynécée, plutôt que de le reconnaître pour le thalame même qui s'est ainsi exhaussé à la façon d'un disque?

Une théorie toute opposée, soutenue dans ces derniers temps par Cramer et par Celakowski, attribue aux gemmules une origine uniformément appendiculaire. On doit porter sur elle le même jugement que sur la précédente. Elle aussi violente les faits pour les plier aux exigences de vues absolues, exclusives, sans tenir compte de la grande flexibilité et de la faculté d'adaptation des organismes végétaux, et surtout en oubliant certains résultats majeurs de l'observation : dont l'un c'est que les gemmules sont des corps qui ont une analogie frappante avec les bourgeons, et comme ceux-ci peuvent naître partout on pouvait raisonnablement supposer d'avance que les gemmules aussi ne seraient pas limitées pour leur production à une seule catégorie de parties; et un autre résultat, c'est que le corps végétal qu'on appelle corme offre tous les degrés de distinction entre son stipe et ses appendices, même quand il est très développé, et que quand il est aussi contracté que la fleur et le gynécée la distinction entre ses parties doit tendre à s'effacer. L'argument qu'on a cru pouvoir tirer en faveur de la nature appendiculaire des gemmules, du fait de transformation anormale de celles-ci en feuilles ou parties de feuilles observé chez des *Verbascum*, chez des Primulacées, tombe devant la réflexion que toute apophyse du cormogène peut se développer, selon les cas, en appendice simple ou en pulvinaire le type des bourgeons.

Qu'ils proviennent directement du cormogène, ou secondairement de l'apophyse pulvinaire, les appendices, que Naudin en raison de leur manière de se produire a appelés *processiles*, après s'être montrés continuent à croître dans tous les sens, jusqu'à ce qu'ils aient tôt ou tard atteint leur grandeur et leur forme définitives. Cependant ils ne croissent pas habituellement d'une façon uniforme dans toute leur étendue, en conservant les mêmes proportions dans leurs parties : les uns croissent en prévalence vers le haut, les autres vers le bas ;

d'où résultent les deux types principaux d'accroissement des appendices, qu'on a appelés, l'un *basilaire* (ou *basipète*), l'autre *apical* (ou *basifuge* ou *acropète*), qui représentent à vrai dire deux extrêmes, entre lesquels il y a beaucoup d'intermédiaires ainsi que diverses combinaisons de l'un avec l'autre.

Le temps employé par un appendice pour atteindre toutes ses dimensions varie beaucoup ; souvent il est court, quelquefois au contraire il se compte par mois et même par années. La feuille du *Pteris aquilina* y met, dit-on, deux ou trois ans, celle du *Botrychium Lunaria* quatre ans (Sachs) ; certaines Méliacées de l'Amérique tropicale appartenant aux genres *Guarea* et *Trichilia*, à feuilles pinnées, développent si lentement leurs folioles du bas vers le haut, que les inférieures sont déjà tombées quand les supérieures ne sont pas encore formées (Alexander) ; phénomène qu'on peut observer aussi, mais à un moindre degré, dans certains *Berberis* (Masters) ; certaines Fougères, comme *Gleichenia*, *Mertensia*, *Lygodium*, etc., interrompent périodiquement la croissance apicale des feuilles, et puis la reprennent (Sachs).

Ce qui a été déjà dit des apophyses en général s'applique aux appendices en particulier ; ils peuvent montrer les uns par rapport aux autres une inégalité dans leur développement, et ce ne sont pas toujours ceux qui sont nés les premiers qui atteignent d'abord l'âge adulte. Dans les fleurs l'apparition des étamines est presque toujours postérieure à celle de la corolle, mais ensuite leur croissance est beaucoup plus rapide, à tel point qu'elles sont presque mûres quand la corolle est encore très en arrière, et ce n'est que peu avant la floraison que celle-ci rattrape la prévalence sur les étamines. Dans un même androcée, suivant les observations de M. Chatin, l'ordre de la maturation des étamines marqué par la déhiscence de leurs anthères est généralement identique avec celui de leur naissance, mais il peut aussi être inverse, ou bien indépendant, comme dans les Azalées ou les Scrofulariacées où il procède de l'avant à l'arrière de la fleur.

Par suite de leurs diverses manières de se développer, les

appendices prennent les formes les plus variées, et sont aptes aux fonctions les plus disparates, à tel point que leur homologie fondamentale en est masquée. Cependant elle peut ressortir clairement même de l'examen comparatif des formes dernières, et faire connaître l'unité de l'appendice dans son extrême variabilité. C'est un sujet qui a été amplement traité par les anciens morphologues, qui en avaient fait pour ainsi dire toute la morphologie comparée. Leur démonstration, fondée sur les passages graduels à l'état normal entre toutes sortes d'appendices, s'appuyait en outre sur l'étude des formes anormales ou monstruosités, qui font voir la possibilité de la transformation réelle des appendices les uns dans les autres, ou pour mieux dire le développement toujours possible d'une apophyse destinée à devenir normalement un appendice de nature déterminée, en appendice d'une autre nature. La démonstration a été complétée par l'étude génétique des appendices; et c'est depuis longtemps une question close que celle de leur homologie.

Au milieu des variations infinies des appendices, il est certains types qui se reproduisent plus fréquemment, et qu'à cause de cela on s'est habitué à regarder comme des formes normales, tandis que d'autres types plus insolites ont été considérés comme des anomalies, voire même comme des dégénérescences. C'est ainsi que les épines, les vrilles, les écailles ont été qualifiées des dégénérescences de la feuille; et qu'on a voulu voir le type de celle-ci dans la feuille composée de deux parties, pétiole et limbe, de sorte que la feuille composée d'une seule partie est décrite comme un limbe privé de son pétiole, et que des feuilles plus compliquées, celles des *Nepenthes* par exemple, ont été analysées pour voir ce qui en elles correspond au limbe et ce qui correspond au pétiole. Le terme de *dégénérescence*, ici employé malencontreusement, aurait une application plus juste s'il était réservé aux seuls états amoindris d'un appendice où il ne peut remplir aucune des fonctions auxquelles il est appelé; c'est ainsi que les staminodes sont évidemment des dégénérescences des étamines.

Parmi les appendices qui peuvent être tantôt plus complets, et tantôt moins, on n'a pas fait assez attention aux pistils (1). On a toujours eu l'air de croire que, séparés ou réunis en gynécée gamopistillaire, ils devaient se composer d'un gemmulaire et d'un style avec sa portion stigmatique. Cependant le gynécée des Conifères n'a autre chose que le gemmulaire, largement ouvert au sommet, les styles n'existent pas, ou bien il y en a à peine un indice dans deux prolongements apicaux, dépourvus de portion stigmatique. Dans le genre des Saxifrages, les pistils étant au nombre de deux, complets et unis par les gemmulaires dans quelques espèces qui ont le thalame aplani, dans d'autres espèces qui l'ont légèrement concave, la portion gemmularienne des pistils est réduite et supplémentée par la concavité même du thalame, dans d'autres enfin qui l'ont très concave les pistils sont réduits aux styles, élargis et conjoints par leur base pour fermer la bouche du thalame devenu gemmulaire infère. Et de la même manière il n'y a que des pistils incomplets, uniquement stylaires, dans toutes les fleurs à gemmulaire entièrement thalamique, c'est-à-dire infère. On a pourtant une exception à cette règle dans les Aristoloches, où les pistils stylaires sont en outre anthérifères dans leur portion extérieure ; fait singulier, qu'il ne faut pas confondre avec celui qui nous est offert par les Orchidacées, dont l'unique étamine et l'unique pistil se joignent par concrescence pour former le gynostème. Enfin les pistils sont très incomplets dans les fleurs mâles des Astéracées, chez qui ils sont réduits à l'état stylaire et dépourvus en outre de portion stigmatique ; ce sont là vraiment des *pistillodes* dégénérés.

(1) Linné se servait indifféremment de ce terme pour désigner soit tout le gynécée, soit ses parties composantes quand elles sont disjointes. De nos jours, le nom de gynécée ayant prévalu pour le tout, il semblerait qu'on pût, en restreignant le sens linnéen, faire usage du nom de pistil pour les parties que généralement on appelle carpelles. Mais les carpelles (ou plus grammaticalement *carpidies*) sont, à proprement parler, les parties qui constituent un fruit, ils correspondent, si l'on veut, aux pistils de la fleur, mais ce ne sont plus eux. C'est pourquoi, ne devant parler de carpidies qu'à propos de fruits, pour ne pas fabriquer un nom nouveau je me suis servi de celui de pistils dans le sens restreint que je viens d'indiquer.

Les appendices de diverses sortes qui se succèdent sur un même stipe passent quelquefois graduellement les uns dans les autres; d'autres fois le passage est brusque. Un cas peu fréquent est celui où des appendices plus ou moins différents alternent entre eux. Dans diverses Aracées (*Philodendron*, etc.) on a successivement une feuille avec pétiole et limbe, et une feuille constituée par la gaine seule; et comme elles sont rapprochées par paires, dans chaque paire la feuille engainante, qui est l'inférieure, simule une stipule, mais pour se convaincre qu'elle n'en est pas une il suffit d'observer sur les jeunes pousses les deux feuilles des paires d'abord semblables entre elles, et puis toujours plus dissemblables. Dans le genre fossile *Annularia*, il y a alternativement un verticille de feuilles et un autre de sporophylles profondément modifiés. Dans le *Libocedrus chilensis* et autres Conifères, ou dans le *Lycopodium complanatum*, les rameaux comprimés montrent les feuilles placées sur leurs arêtes beaucoup plus grandes et d'une autre forme que celles placées sur leurs faces. Pareillement, les feuilles des *Selaginella*, tétrastiques sur une tige comprimée, sont beaucoup plus grandes dans les deux rangées latérales que dans les deux autres rangées qui sont parallèles sur une même face de la tige; et beaucoup de Jungermanniacées à feuilles tristiques sur des tiges couchées, ont celles de la rangée qui est du côté inférieur de la tige plus petites et d'une forme différente de celles des deux autres rangées.

On pourrait aussi faire entrer dans cet ordre de faits celui des tiges et des branches à végétation indéfinie qui, après avoir produit une succession de feuilles, passent à l'approche de la saison morte à l'état de bourgeon à leur sommet, en y produisant des pérules, et puis quand elles rentrent en végétation elles produisent de nouveau des feuilles, et ainsi de suite. Dans les Cycadacées, qui ont des appendices étroitement imbriqués sur la tige, ceux-ci forment tantôt une couronne de grandes feuilles divisées, et tantôt un bourgeon de pérules réduites, qui se succèdent d'année en année et parfois sont entremêlées. Ajoutons que quand ensuite la plante devient

florifère, au bourgeon ordinaire il se substitue un bourgeon floral, dont les appendices dans les plantes femelles du genre *Cycas* (toutes les Cycadacées sont dioïques) ont une analogie manifeste avec les pérules et les feuilles, seulement ils portent sur leurs bords les fleurs qui ont ici une structure des plus simples.

Un fait des plus rares, c'est la diversité de nature entre les appendices d'un même verticille. Il existe déjà dans la fleur du genre *Lopezia*, et des Cannacées et Zingibéracées, où certaines pièces de l'androcée se transforment en pétales; mais l'exemple plus saillant en est donné par les *Salvinia* flottants sur l'eau, dont les feuilles étant par verticilles de trois, les sporocarpes ne se voient que sur celle qui est immergée, et modifiée au point qu'elle a l'aspect d'une racine dont elle exerce sans doute les fonctions.

En revenant à notre point de départ dans cette étude générale du corme, je rappellerai encore une fois la possibilité pour les apophyses du cormogène de se développer en cormes secondaires, à l'instar des bourgeons, de telle sorte que dans ces cas on pourrait presque les regarder comme des bourgeons précoces paraissant sur le stipe au temps où celui-ci se forme. Les vrais bourgeons sont de formation tardive, subséquente à celle du corps qui les produit. Leur origine première est une cellule ou un groupe de cellules, qui peut être superficiel ou interne. Il est superficiel dans les plantes cellulaires, ainsi qu'on peut le voir dans les bourgeons des Characées et dans ceux des Mousses qui surgissent sur leur prothalle, mais on l'observe aussi dans les plantes vasculaires; il en est ainsi habituellement pour ceux des Fougères (Hofmeister) et pour ceux qui sont produits par les sinus des feuilles de *Bryophyllum* ou par l'épiderme du *Begonia phyllomaniaca* en lieu ou place des poils. Cependant, chez les plantes vasculaires, l'origine des bourgeons est presque toujours interne, et précisément dans le voisinage des fibres vasculaires ou du corps ligneux, avec lesquels ils se mettent en communication au

moyen de leur propre système vasculaire; de sorte que, pour se montrer au dehors, les bourgeons doivent soulever d'abord et ensuite percer une portion du tissu placé au-dessus, ainsi que font les racines.

La présence des bourgeons sur la tige à l'aisselle des feuilles est tellement habituelle qu'on s'est accoutumé à considérer ceux-là seulement comme les bourgeons normaux, et comme *adventices* tous les autres. Mais le fait est qu'un bourgeon peut apparaître en quelque lieu que ce soit d'une plante; on en voit sur le prothalle chez les Mousses, et occasionnellement chez les Fougères (Farlow); sur les racines chez l'Orme, le Noyer et beaucoup d'autres plantes ligneuses, rarement chez les plantes herbacées; bien plus rarement sur les feuilles, cependant on les y voit à l'état normal chez plusieurs Aracées (*Atherurus ternatus*, *Amorphophallus bulbifer*), des Bégonias, le *Malaxis paludosa*, le Cresson commun et le *Cardamine pratensis*, quelques *Utricularia*, plusieurs Fougères (*Asplenium furcatum* et autres congénères, *Ceratopteris*), l'*Allium nigrum*, le *Streptocarpus* (sur les embryophylles) et chez d'autres plantes encore, où ils sont situés à la base ou sur la surface de la lame foliaire ou dans les sinus des lobes, chez des espèces d'*Isoetes* où ils tiennent la place de cassides (Gœbel); quelquefois ils sont sur le pétiole comme dans le *Nephrodium Filix-mas*, l'*Asplenium Filix-femina*, le *Pteris aquilina* (Sachs); d'une manière exceptionnelle, on peut trouver des bourgeons sur les feuilles du Chou et de la Tomate (Duchartre), sur celles du *Bryophyllum* tombées à terre, ou sur celles d'Agrumes et de beaucoup d'autres plantes, surtout de plantes grasses, mises artificiellement en terre dans le but d'obtenir une reproduction par bouture. Même sur des parties florales comme les gemmulaires de diverses Opuntiacées et du singulier genre *Petagnia* des Apiacées, où des fleurs mâles se trouvent implantées sur le gemmulaire de la fleur femelle, des bourgeons peuvent se montrer; et même sur des tissus internes mis à découvert, comme Knight en vit au dedans de pommes de terre coupées et de branches coupées de *Crambe maritima*, et comme les hor-

ticulteurs s'en procurent au dedans des bulbes de Jacinthe en les coupant. Plusieurs plantes n'ont que des bourgeons extra-axillaires. La plupart des Mousses et des Prothallogames sont dans ce cas, ainsi que quelques rares Phanérogames comme le *Testudinaria*. Dans ce cas comme dans celui, beaucoup plus fréquent, où ils sont associés à des bourgeons axillaires, ils peuvent avoir un rapport déterminé avec les feuilles, et par conséquent une place constante ; ainsi, dans les *Equisetum*, ils sont au-dessous des feuilles, dans les *Salvinia* à côté. Mais c'est principalement pour les bourgeons floraux plutôt que pour les foliaires que cela a lieu dans ces inflorescences, qu'à cause de cette particularité l'on considère en quelque sorte comme anormales, parce qu'elles se soustraient à la prétendue loi qui voudrait que les bourgeons normaux fussent axillaires, ainsi dans l'inflorescence de la Jusquiame, du Tilleul, des *Helianthemum*, de beaucoup d'Asclépiadacées, Crassulacées, Borraginacées, etc. Pour expliquer leur prétendue anomalie, on a eu recours, comme je l'ai déjà rappelé, à des suppositions gratuites de soudure des stipes floraux, tantôt les uns avec les autres, tantôt avec la feuille ou bractée supposée axillante, sans aucun autre motif, sinon que l'on peut établir plus ou moins clairement un rapport constant de position entre ces différentes parties (Payer).

Il nous reste à parler d'une production ordinaire des cormes, les racines. Non pas que les racines en soient une partie nécessaire ; en effet, certaines plantes cormophytes n'en possèdent jamais, ainsi le *Salvinia* et les *Wolffia* qui flottent sur les eaux, l'*Epipogon* et le *Corallorhiza*, qui sont des Orchidacées rhizomateuses vivant dans le terreau des bois de Sapins et de Hêtres : l'absence de racines dans ces plantes est en relation étroite avec leur mode de vie. L'embryon n'en produit qu'au temps de sa germination, les bourgeons n'en ont pas ordinairement, ni les chatons et les fleurs, ni les gemmules ou les graines. Les racines peuvent donc être considérées comme des dépendances du corme, comme des parties acces-

soires sous le point de vue morphologique, quelle que soit leur importance physiologique.

Le lieu habituel pour leur production est la tige, ce qui n'empêche pas d'autres lieux du corme de pouvoir produire les mêmes dépendances. Elles viennent de la base des feuilles, ainsi que cela a souvent lieu dans les Fougères (*Nephrodium Filix-mas*, *Asplenium Filix-femina*, etc.), ou de leur pointe, comme dans l'*Asplenium rhizophyllum* et le *Woodwardia radicans*, ou de leur surface, ainsi dans le genre *Mertensia* selon Sachs, et aussi (mais non plus d'une façon normale) de la surface des feuilles embryonnaires, comme Irmisch l'a observé dans le genre *Bunium* et Masters dans le *Mangifera*. Des tissus internes mis accidentellement à découvert en donnent souvent, par exemple les troncs creusés des arbres. Les horticulteurs tirent parti de tout cela pour faire des boutures avec des morceaux de feuilles d'Agrumes, de Bégonias, et en général des plantes grasses, et la chose a été essayée avec succès même sur des morceaux de fruits d'Opuntiacées (Baillon). Enfin un fait tout à fait normal, c'est la production des racines de la part d'autres racines, ce qui constitue leur ramification.

Il est d'usage de distinguer d'entre toutes les racines celle qui, étant à l'état latent de *radicule* dans la pointe inférieure de la tigelle de l'embryon phanérogamique, en sort (ou du moins peut en sortir) avec la germination, en continuant nécessairement la direction de la tigelle et en formant avec celle-ci un même axe géométrique, et aussi organique si l'on veut, qu'on peut alors distinguer en deux portions, un corps ascendant ou tige, et un corps descendant ou *racine principale* ou *pivot*, ainsi qu'on a l'habitude de l'appeler pour le distinguer de toutes les autres racines, qu'on désigne sous le nom d'*adventices*. Du reste, il n'y a aucun autre caractère, excepté le lieu de départ, pour fortifier cette distinction, sur laquelle on a trop insisté. Les embryons dicotylédonés produisent un pivot plus facilement que les monocotylédonés; mais les exceptions ne manquent pas, le *Ruscus aculeatus* (P. Savi) et le Dat-

tier (Sachs) en sont parmi les monocotylédonés, le *Nelumbium* (Schleiden), le *Trapa* (Barnéoud) et le *Balsamina* parmi les dicotylédonés; pourtant on doit observer à ce propos que, presque toujours, il y a un commencement de développement du pivot là où plus tard on ne l'aperçoit presque plus : il s'est oblitéré et a été remplacé par les racines adventices sorties de la base de la tige au-dessus de lui. La racine qui sort de l'embryon des Prothallogames dans le flanc opposé à celui qui produit le premier appendice foliaire doit aussi être considérée comme un pivot.

Les bases conjointes du pivot et de la tige se continuent de telle sorte l'une à l'autre, pour l'apparence extérieure comme pour la texture interne, que presque toujours il est impossible de préciser un plan de séparation entre elles : ce serait ce qu'on a nommé *collet*, auquel pendant longtemps on a attaché, par hommage à certains préconçus théoriques, la plus grande importance, comme au centre supposé de l'activité vitale dans les plantes. M. Clos a proposé d'étendre ce nom à tout le corps qui va des embryophylles au pivot évidemment tel, ce que les auteurs allemands appellent maintenant depuis Irmisch l'*hypocotyle*.

Un fait que toutes les recherches modernes sur la genèse des racines ont mis bien au clair, c'est que leur origine est toujours intérieure, dans des tissus non superficiels, et cela non seulement pour les racines adventices et pour celles qui naissent les unes des autres, mais aussi pour le pivot qui provient de l'extrémité de la tigelle embryonale, si l'on en excepte pourtant les Prothallogames. C'est pourquoi la distinction en *exorhize* et *endorhize*, que Richard appliquait au pivot, ne peut plus se soutenir.

Cependant le lieu d'où partent les racines peut être plus ou moins profond. S'il est peu profond, la racine paraîtra aisément superficielle, comme en effet cela a lieu généralement dans les embryons phanérogamiques, chez qui pourtant il est indispensable qu'elle soit recouverte au moins par le tissu du suspenseur. Si elle part d'un lieu plus interne dans le tissu

dont elle tire son origine, et si celui-ci est suffisamment résistant, il arrivera que la racine, en le soulevant d'abord et ensuite en le perforant pour sortir, en restera entourée au lieu de sa sortie comme par une gaine qui a reçu le nom de *coléorhize*, et qui très évidente dans quelques plantes (Poacées, *Canna*, *Trapa natans*, etc.), moins dans d'autres, est souvent imperceptible. C'est surtout dans les Monocotylédones qu'elle est évidente et dans les Dicotylédones qu'elle l'est peu ; pourtant les exceptions à cette règle ne sont pas rares : d'un côté elles sont fournies par le Dattier par exemple, de l'autre par le Radis, la Capucine, le *Trapa natans*, la Balsamine, les *Eucalyptus*, etc.

La première origine des racines est dans un amas cellulaire qui se spécialise dans le voisinage de quelque fibre vasculaire, soit à son flanc, soit à sa terminaison ou à celle de plusieurs fibres convergentes. Quand plus tard les vaisseaux s'y organisent, ceux-ci procèdent de la base vers le sommet de la racine et continuent le système de la partie qui leur a donné naissance (Trécul). Un amas cellulaire terminal constitue la pilorhize, sous la protection de laquelle la racine pousse en avant, et en s'allongeant toujours par son extrémité grâce à la formation de tissu cellulaire nouveau dans l'endroit placé immédiatement sous la pilorhize. A une certaine distance de la pointe radicale, il se forme des poils (identiques avec les rhizines des thalles) à la surface; généralement ils disparaissent ensuite au bout de peu de temps, quelquefois, au contraire, ils persistent longuement, et cela surtout dans les plantes qui croissent dans un terrain sablonneux.

FIN DU TOME DIX-SEPTIÈME

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux, par M. L. GUIGNARD 5
Sur le sucre que les graines cèdent à l'eau, par M. A. PERREY 60
Étude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies que présentent leurs organes végétatifs, par M. COURCHET 107
Sur la conservation des Ferments alcooliques dans la nature, par M. L. BOUTROUX 144
Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons, par MM. G. BONNIER et L. MANGIN 210
Considérations générales sur le corps des plantes, par M. CARUEL 306

PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE.

Nouvelles observations sur la Flore fossile de Mogi, dans le Japon méridional, par M. le marquis DE SAPORTA 73
Sur quelques genres de Fougères fossiles nouvellement créés, par M. R. ZEILLER 130

TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS.

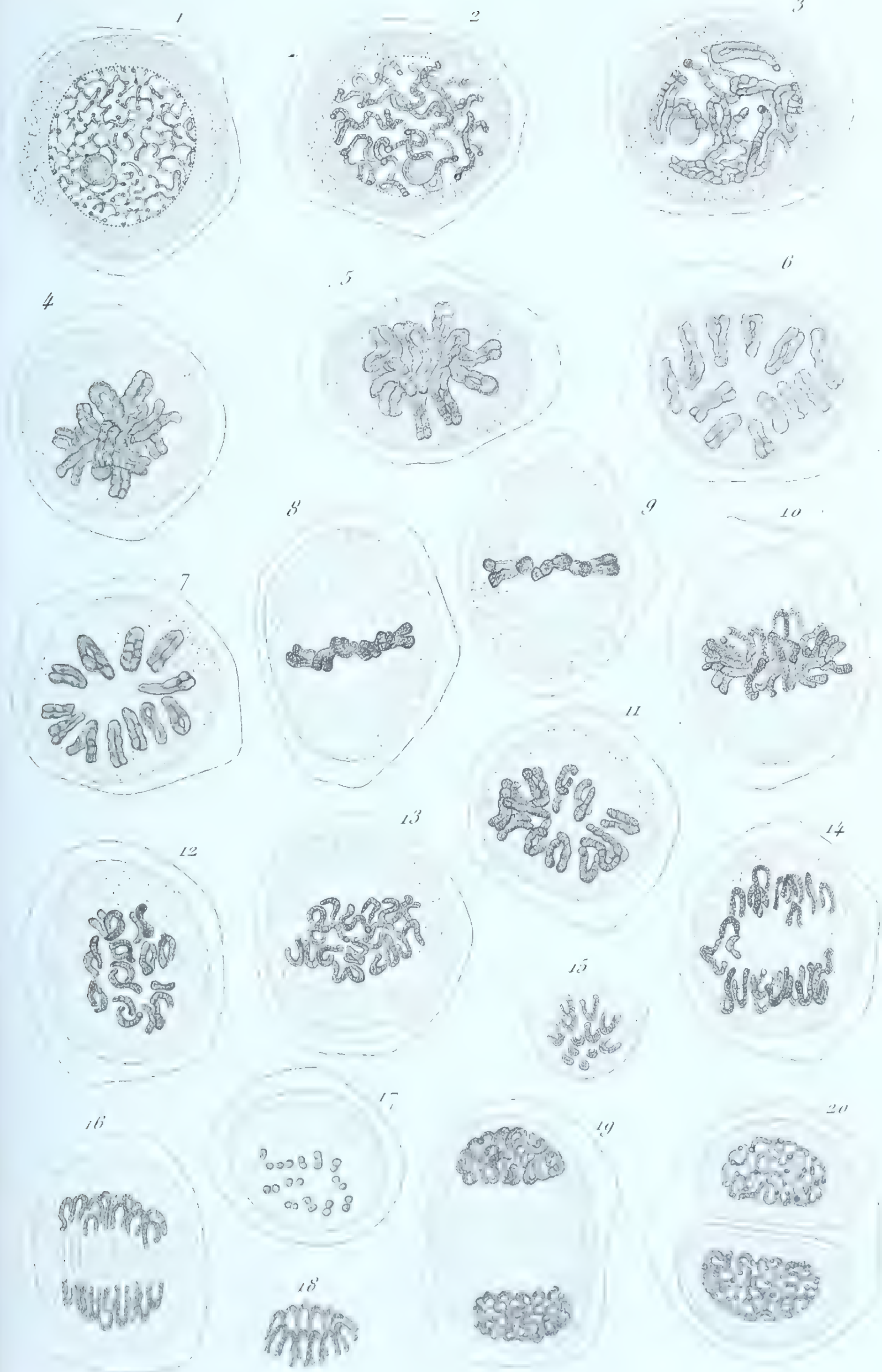
BONNIER (G.). Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons 210
BOUTROUX (L.). Sur la conservation des Ferments alcooliques dans la nature 144
CARUEL. Considérations générales sur le corps des plantes 306
COURCHET. Étude anatomique sur les Ombellifères et les principales anomalies que présentent leurs organes végétatifs 107
GUIGNARD (L.). Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire 5
MANGIN (L.). Voy. BONNIER.
PERREY (A.). Sur le sucre que les graines cèdent à l'eau 60
SAPORTA (marquis de). Nouvelles observations sur la Flore fossile de Mogi, dans le Japon méridional 73
ZEILLER (R.). Sur quelques genres de Fougères nouvellement créés 130

TABLE DES PLANCHES

Planches 1-5. — Structure et division du noyau cellulaire.
— 6-9. — Plantes fossiles des Cinérites du Cantal.
— 10-12. — Structure des Ombellifères.
— 13-16. — Ferments alcooliques.
— 17-20. — Respiration et transpiration des Champignons.

FIN DES TABLES

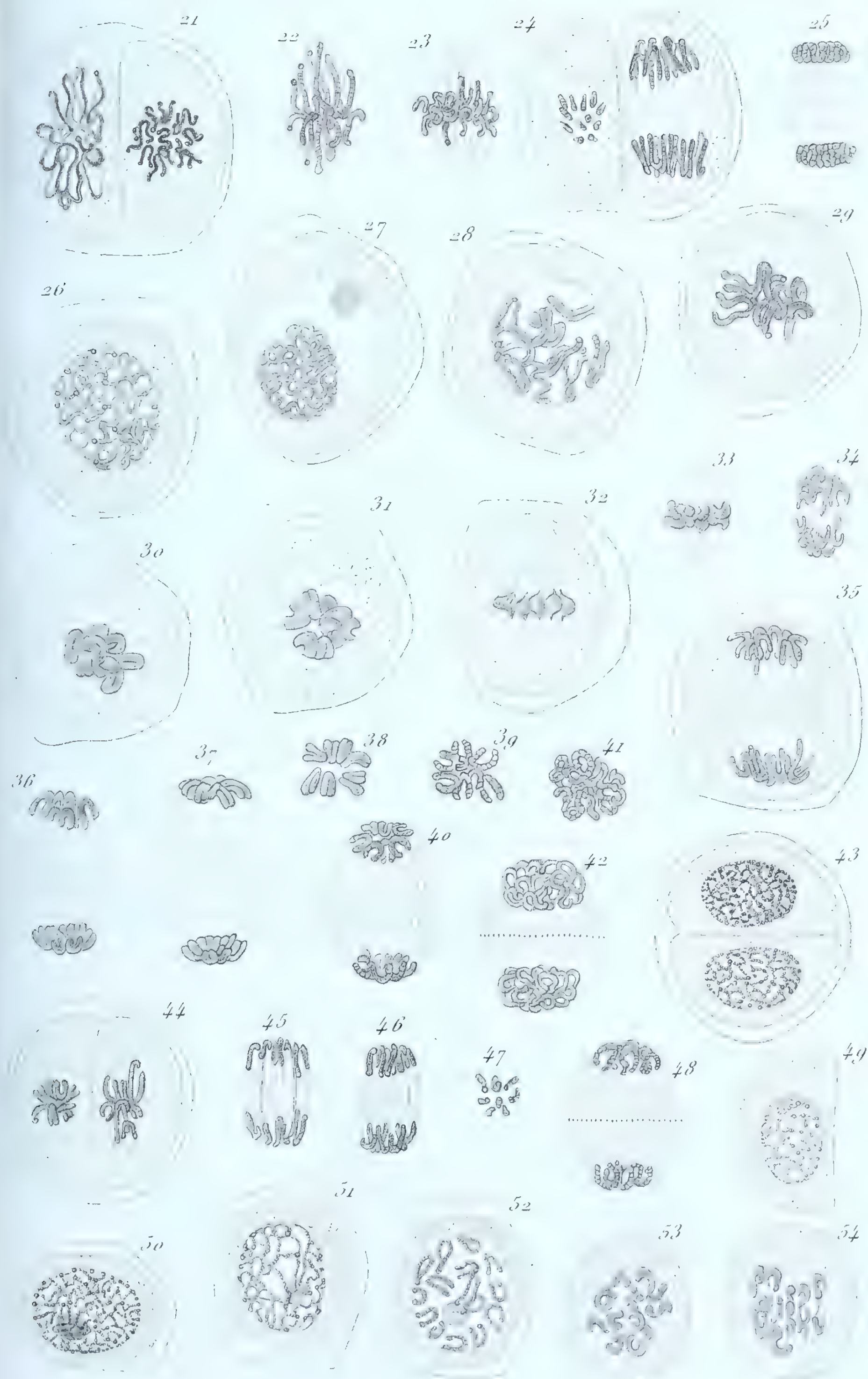
BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.



Léon Guignard del. Pierre sc.

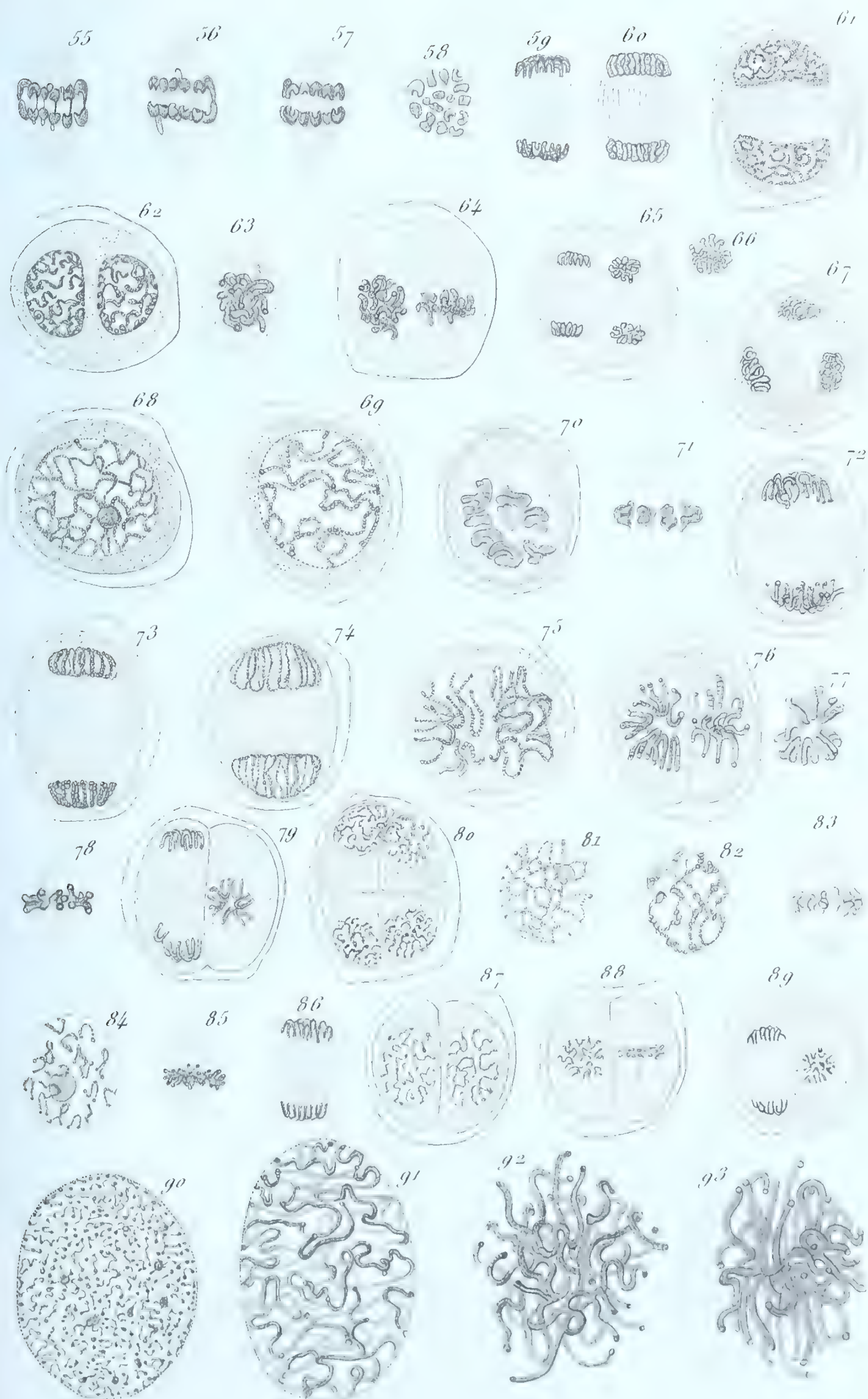
Structure et division du noyau.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



Léon Guignard del. Pierre sc.

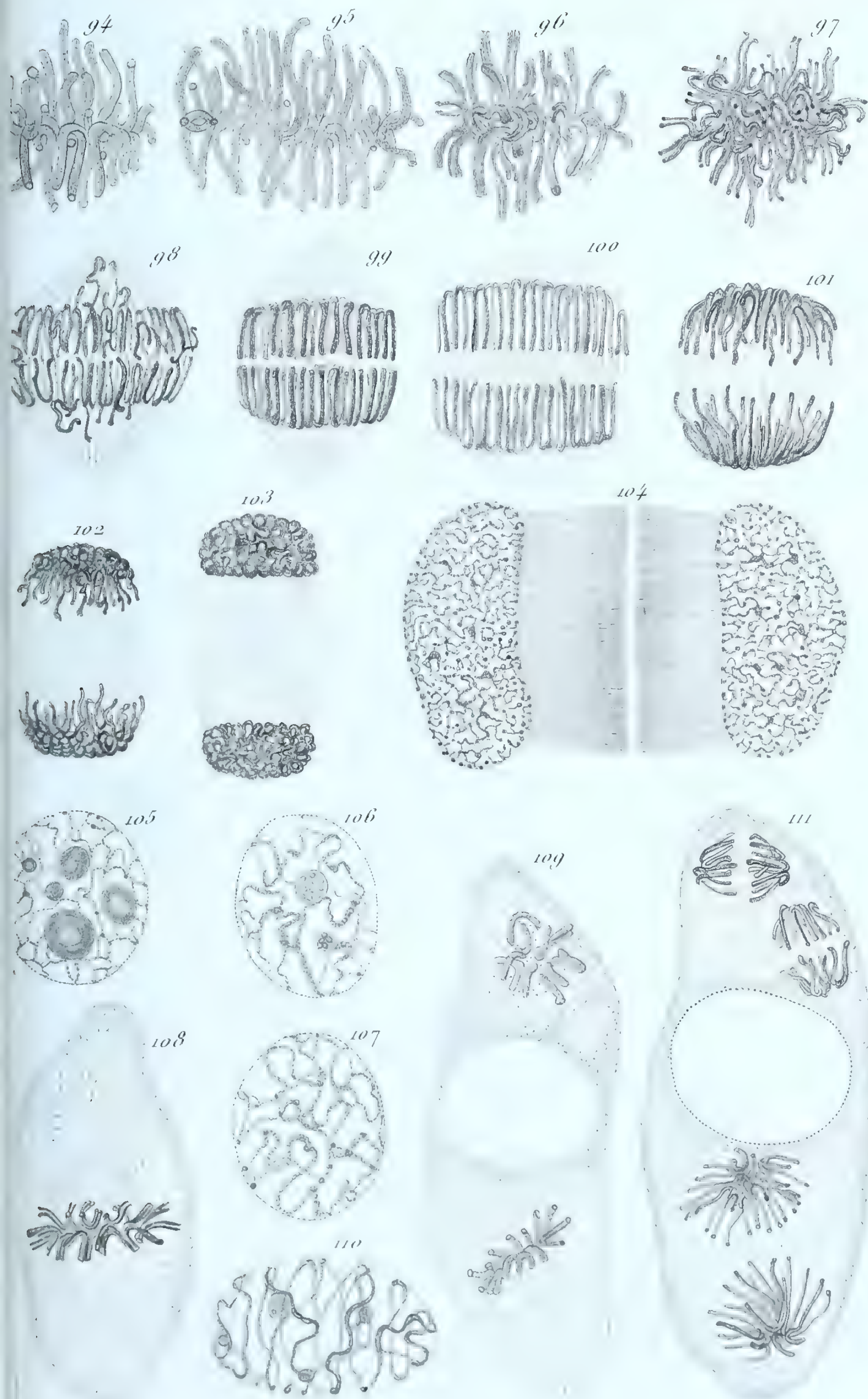
Structure et division du noyau.



Léon Guignard del.

Division du noyau.

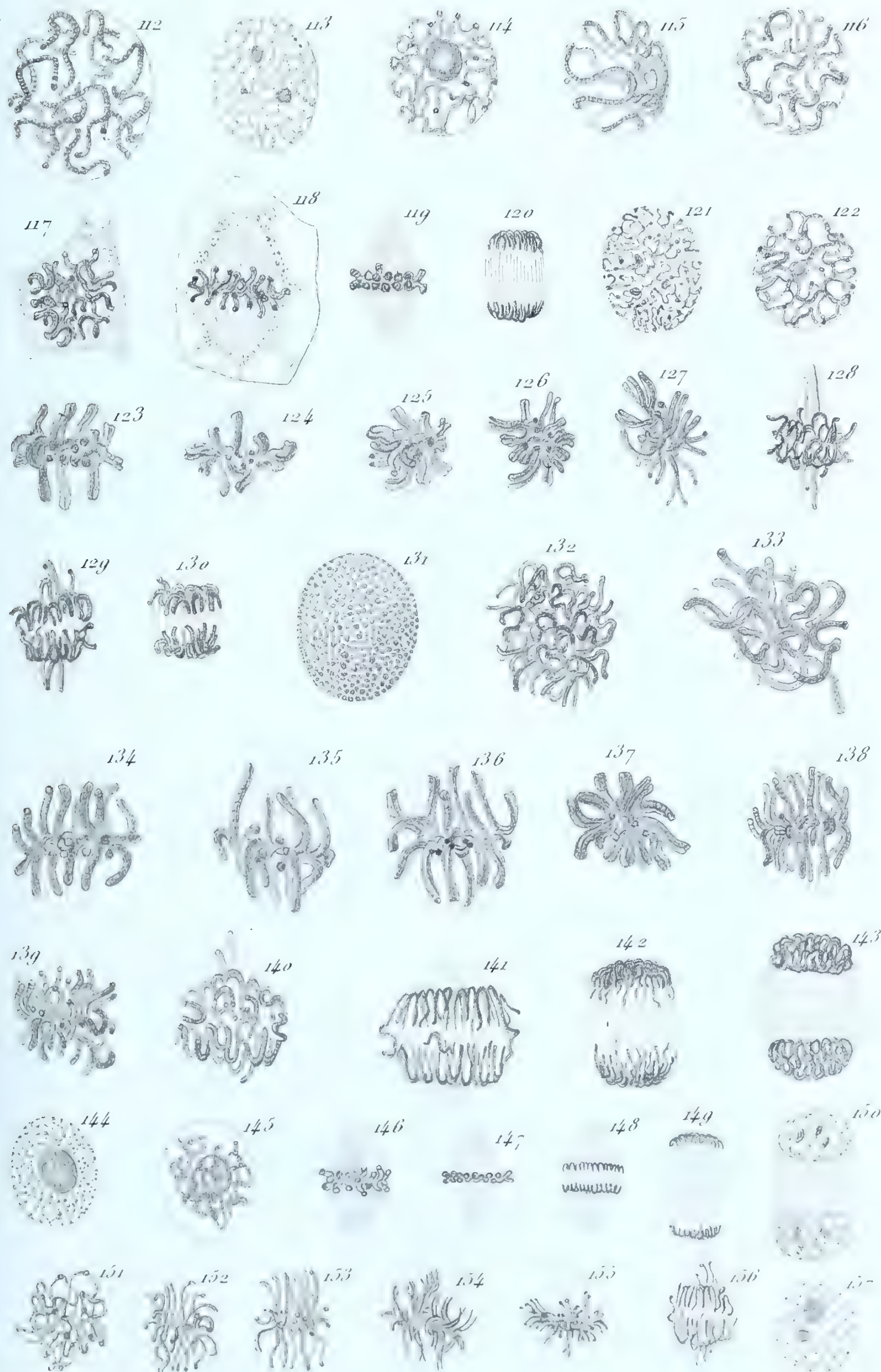
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Léon Guignard del. Pierre sc.

Division du noyau.

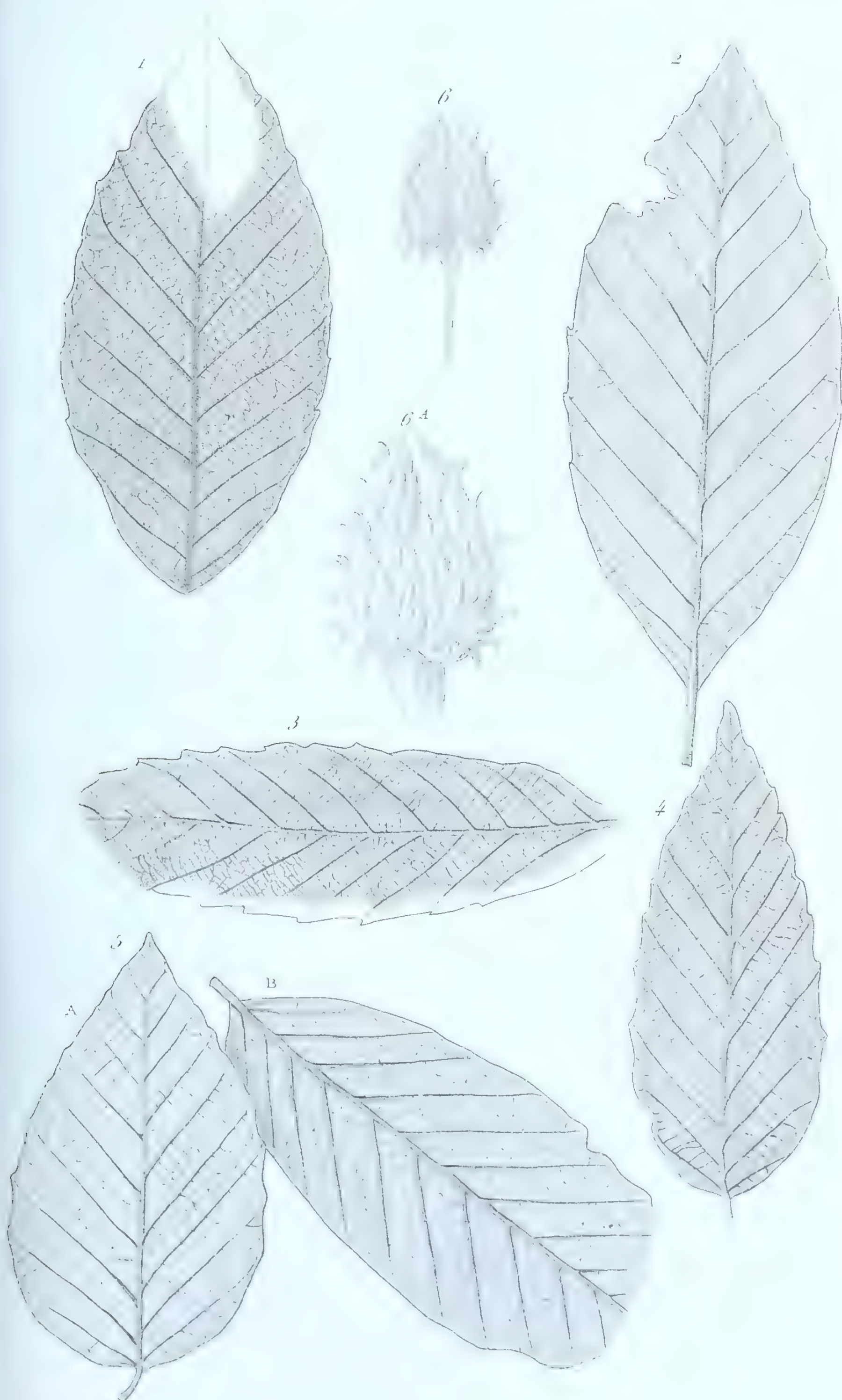
Imp. Lemercier et Cie Paris



Léon Guignard del. Pierre sc.

Structure et division du noyau.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



de Saporta del. Pierre sc.

Plantes fossiles des Cinérites du Cantal.

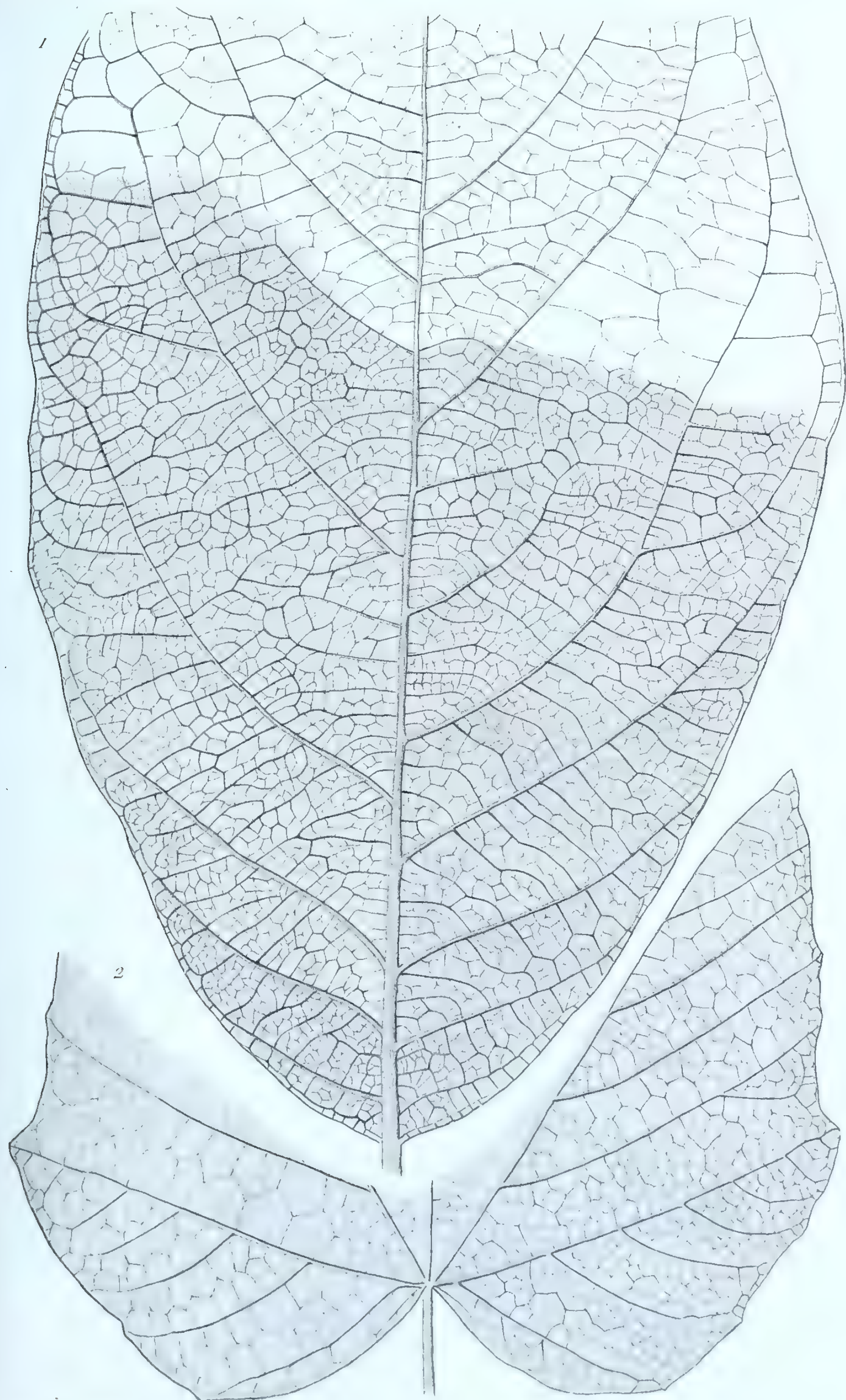
Imp. Lemercier et Cie Paris.



de Saporta del. Pierre

Plantes fossiles des Cinérites du Cantal.

Imp. Lemercier et Cie Paris

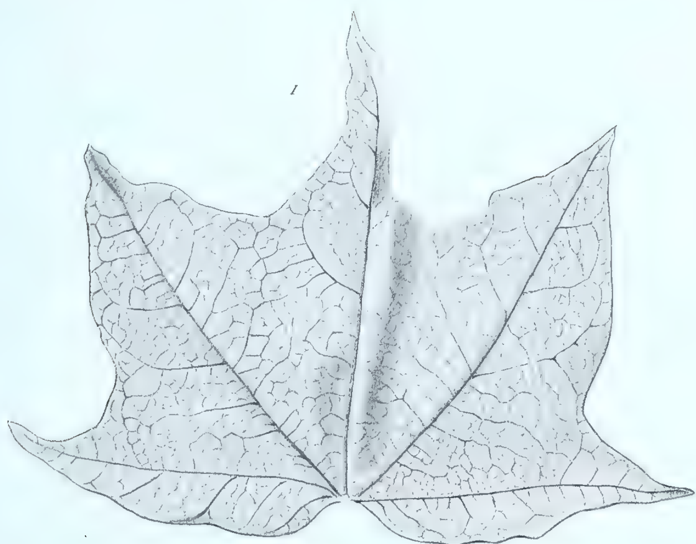


de Saporta del. Pierre sc.

Plantes fossiles des Cinérites du Cantal

Imp. Lemercier et Cie Paris.

1



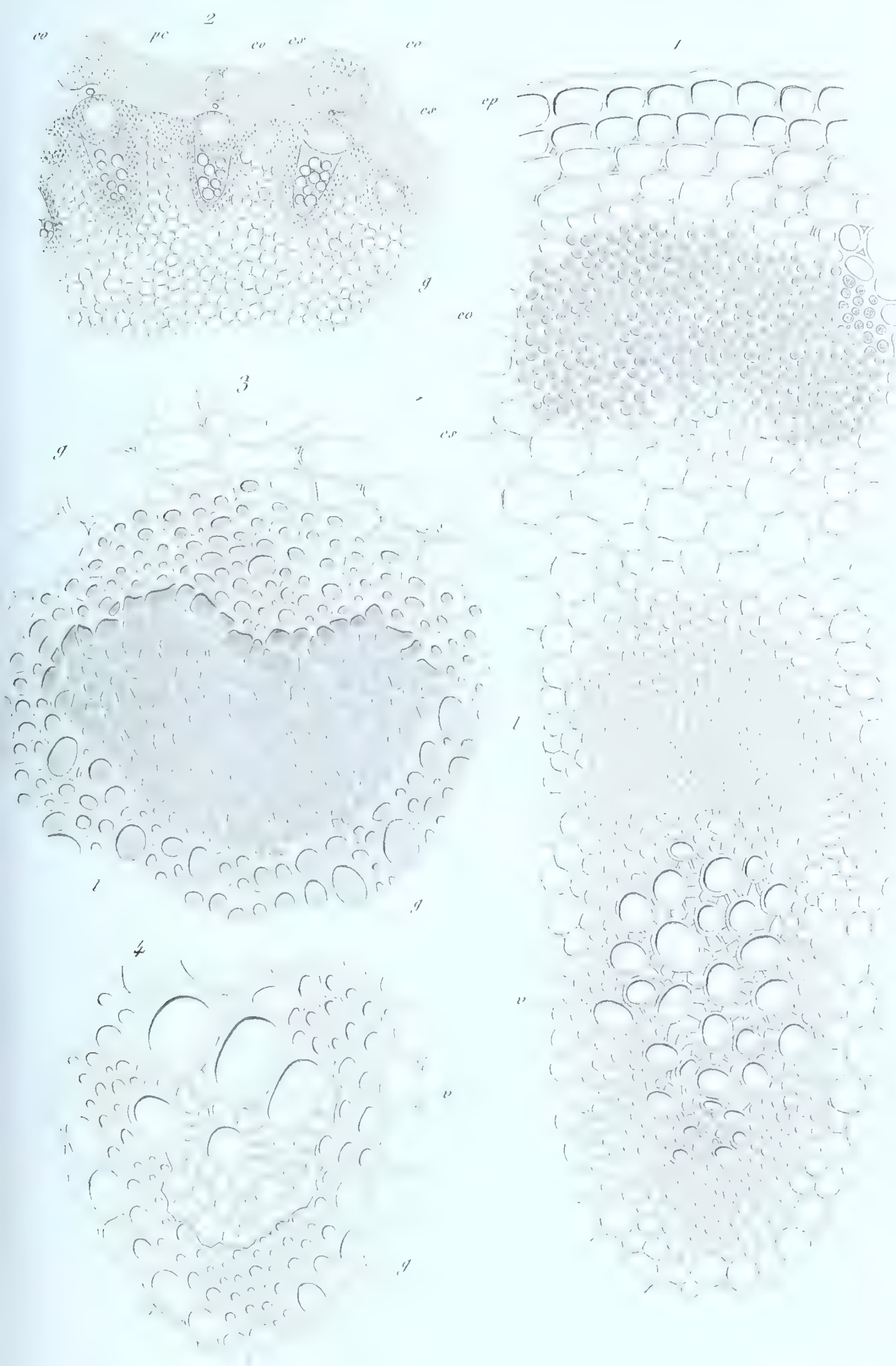
2



de Saporta del. Pierre sc.

Plantes fossiles des Cinérites du Cantal.

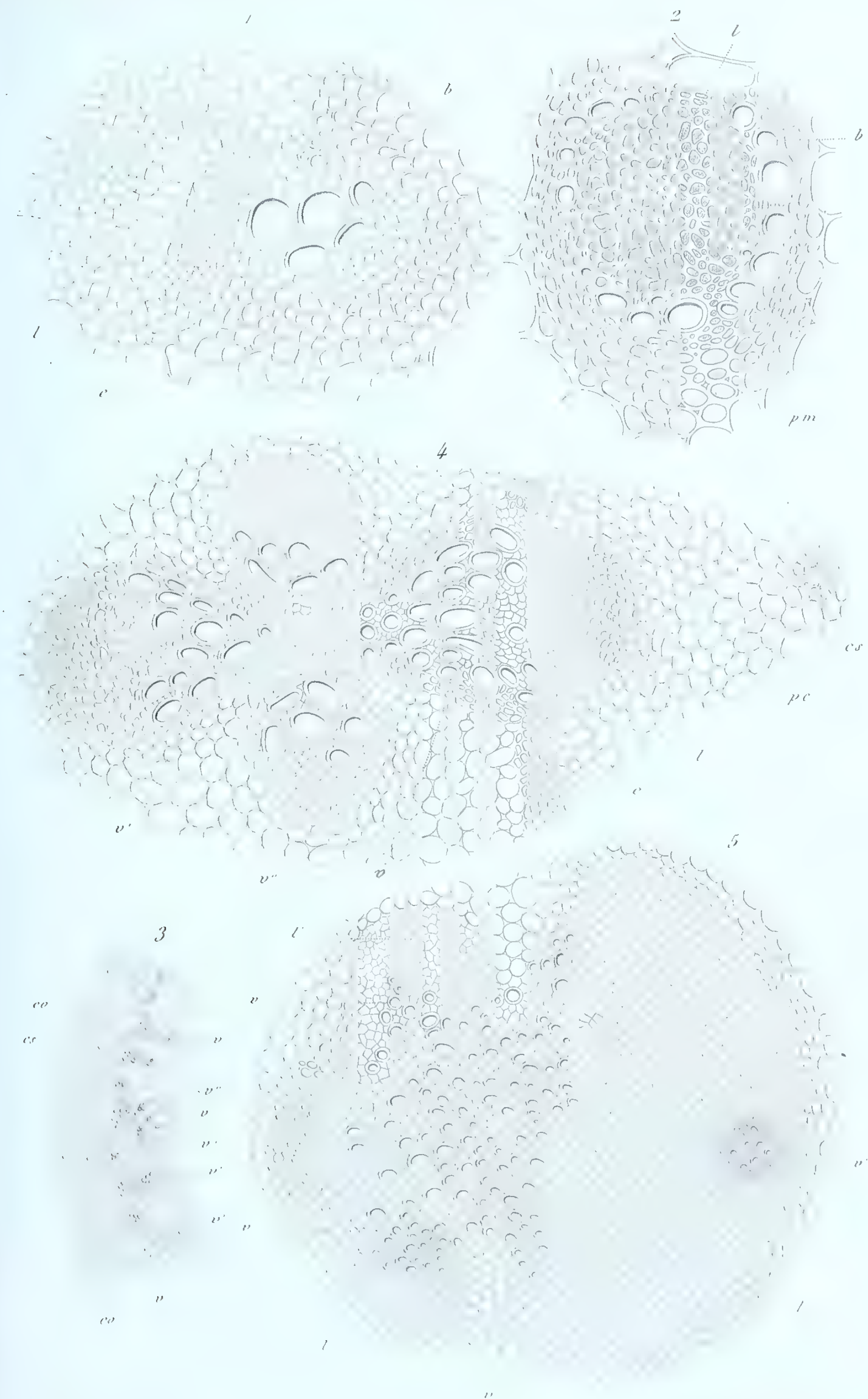
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Courchet del. Mlle Ch. Jeannest sc.

Anatomie des Ombellifères.

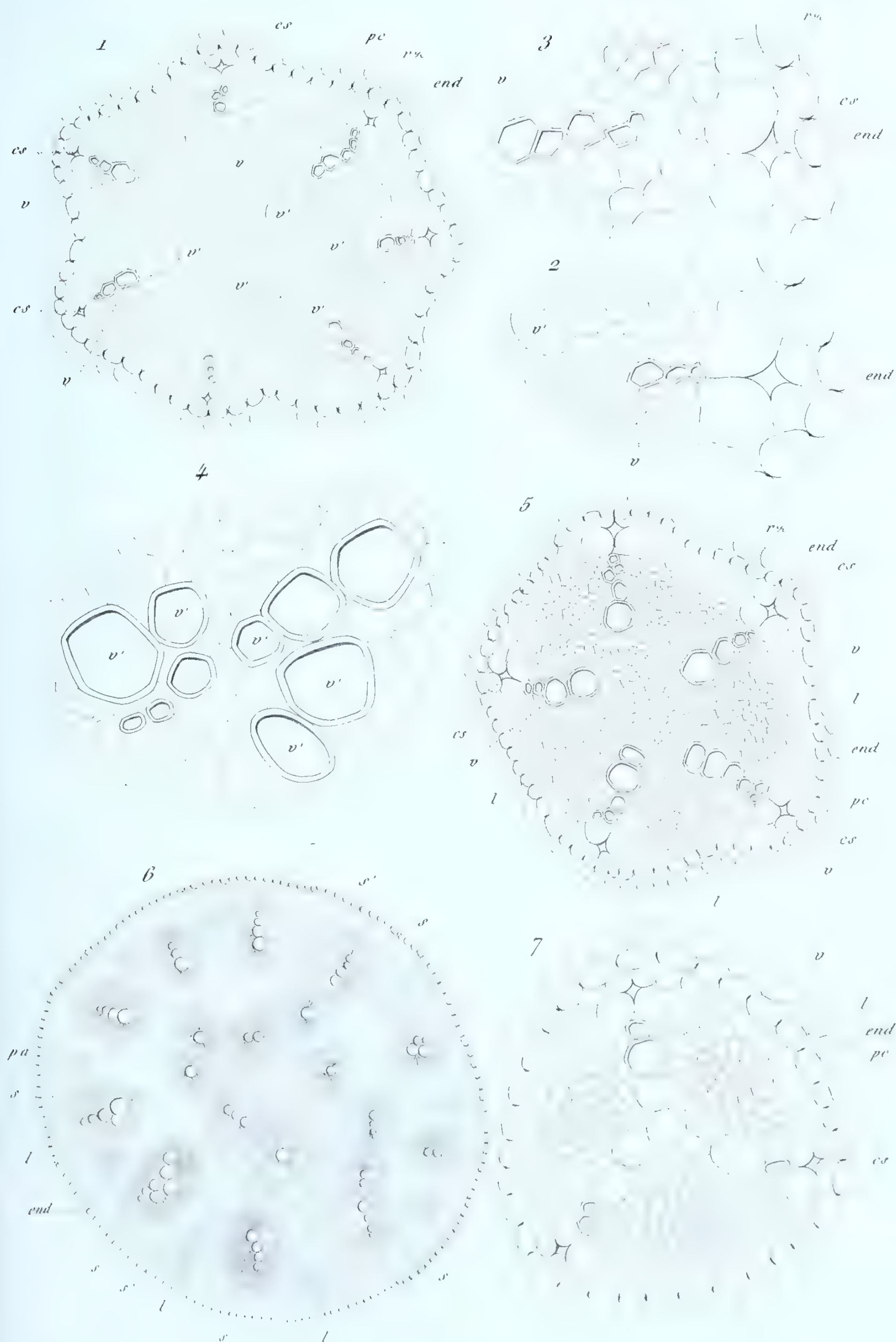
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Courchet del. Mle Ch. Jeannest sc.

Anatomie des Ombellifères.

Imp. Lemercier et Cie Paris.

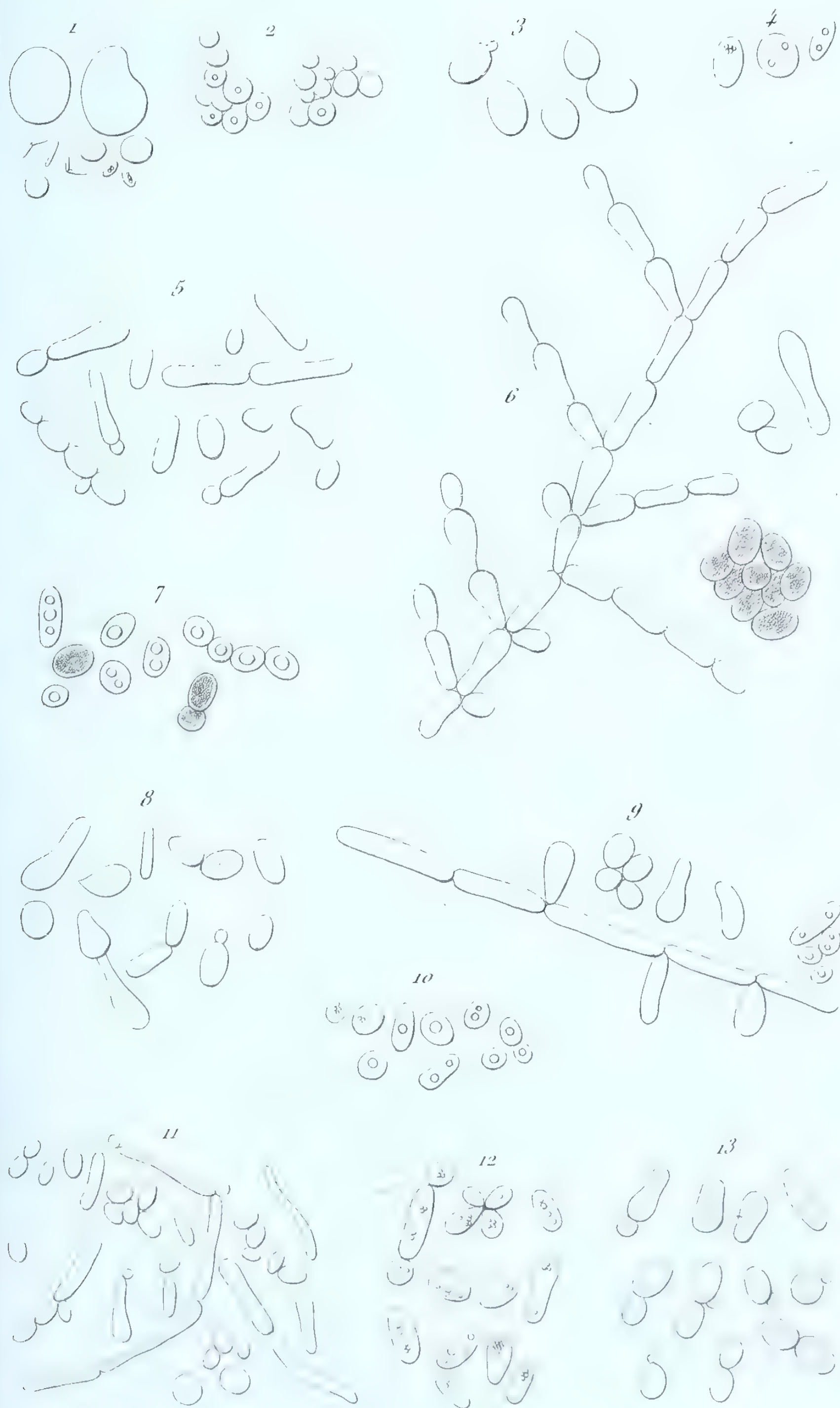


Courchet del.

Mr Ch. Jeannest sc.

Structure des Ombellifères.

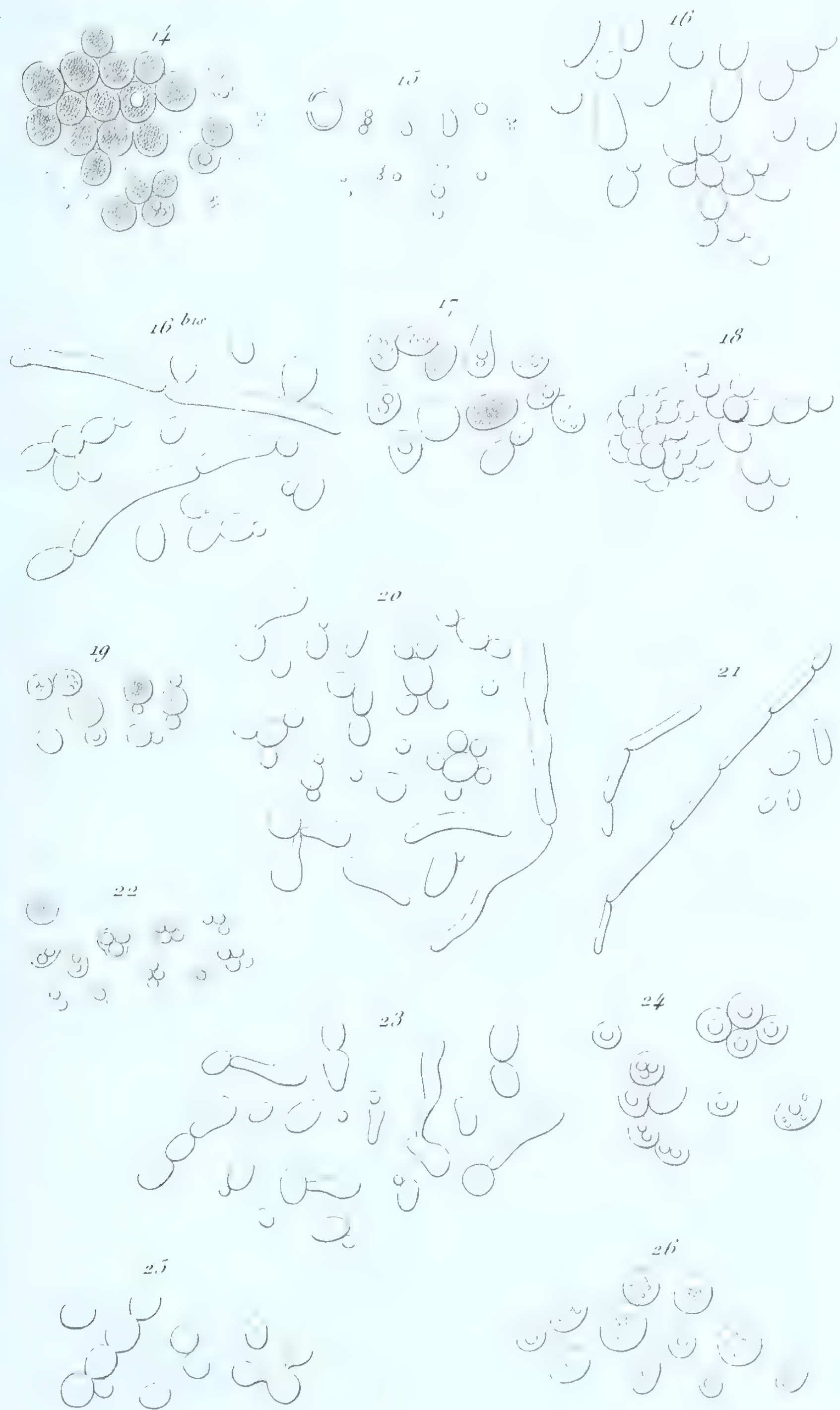
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Boutroux del. Mc Ch Jeannest sc.

Ferments alcooliques.

Imp. Lemercier et Cie Paris



L. Boutroux del. Mme Ch. Jeannest sc.

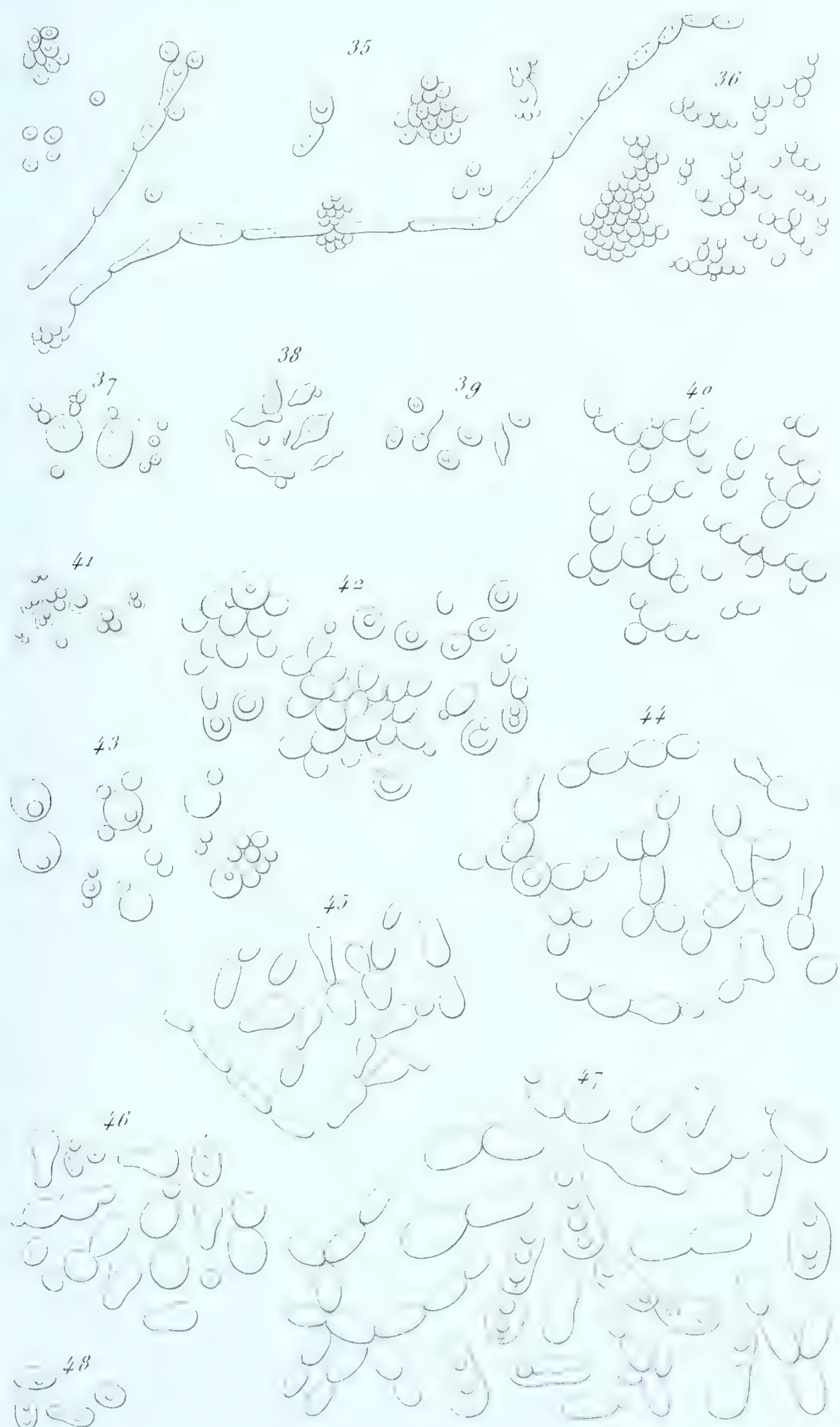
Ferments alcooliques.

Imp. Lemercier et Cie Paris



L. Boutroux del. M.me Ch. Jeannest sc.

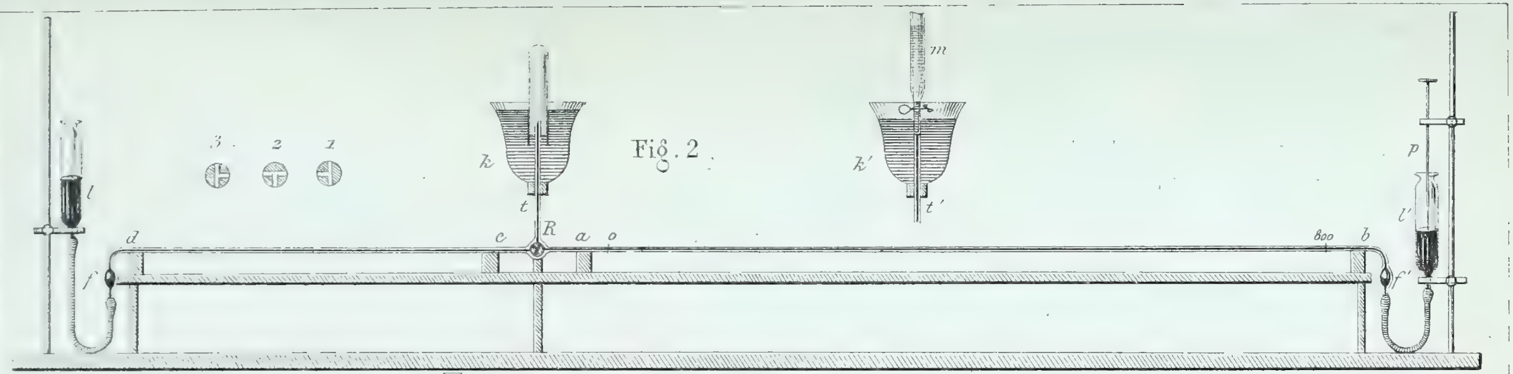
Ferments alcooliques.



L. Boutroux del.

Ferments alcooliques.

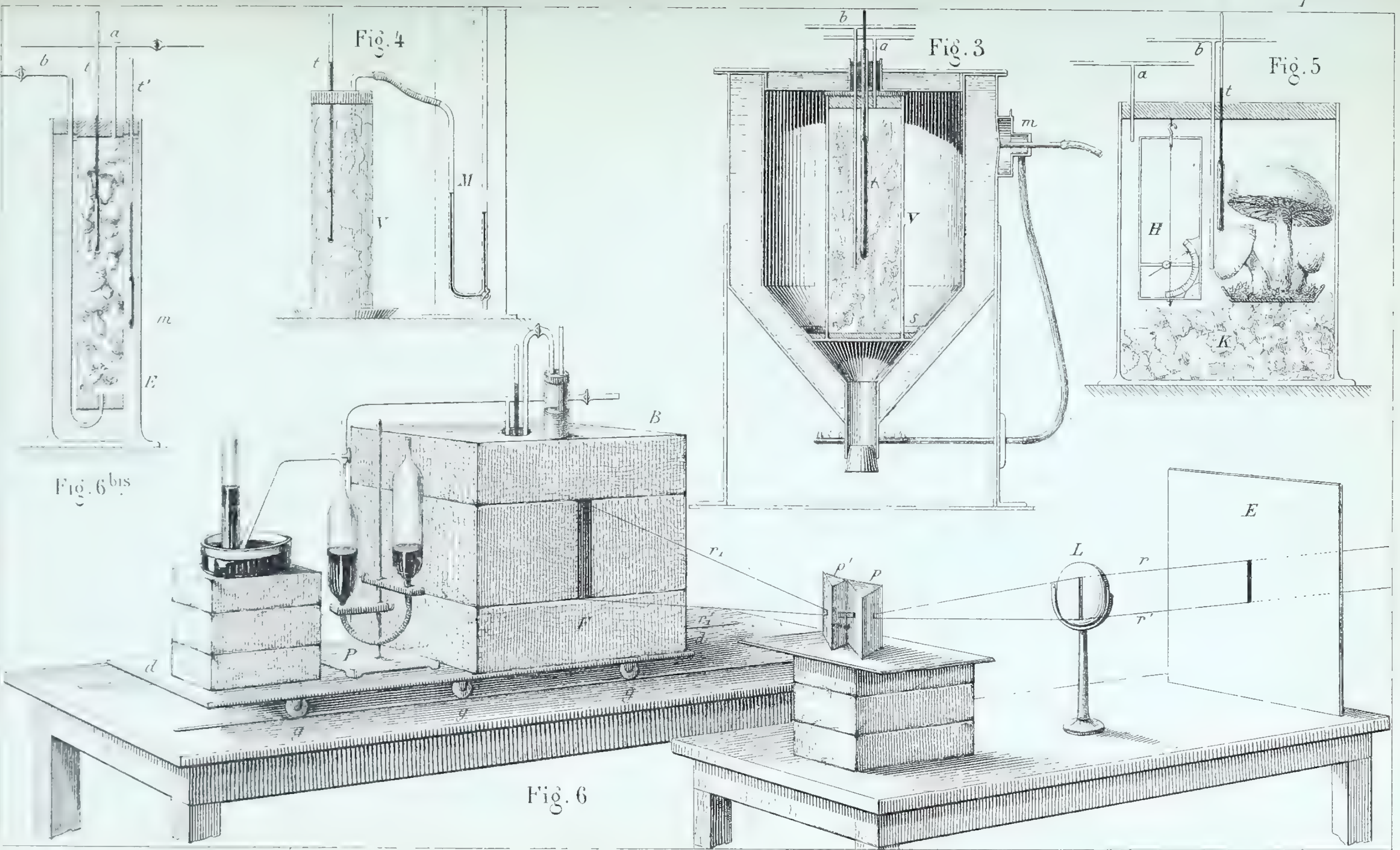
Imp. Lemercier et Cie Paris.



RESPIRATION DES CHAMPIGNONS.

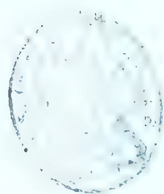
Imp. Becquet Frères et Simon Paris





Imp. Becquet Fres et Simon Paris

RESPIRATION DES CHAMPIGNONS.



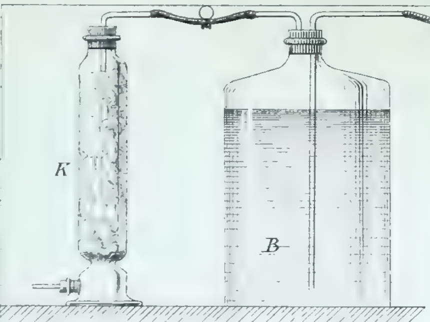


Fig. 9

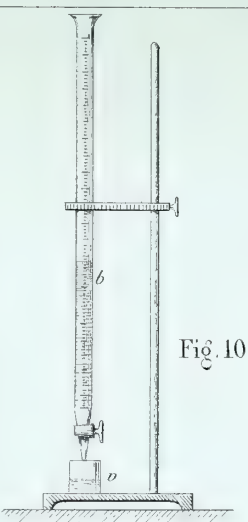


Fig. 10

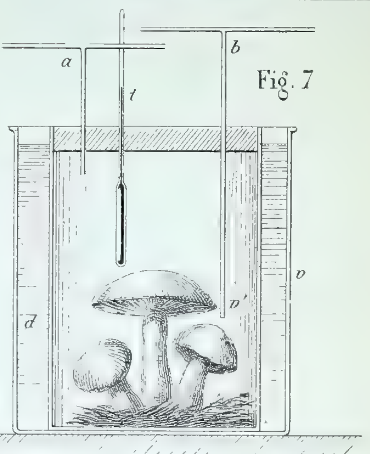
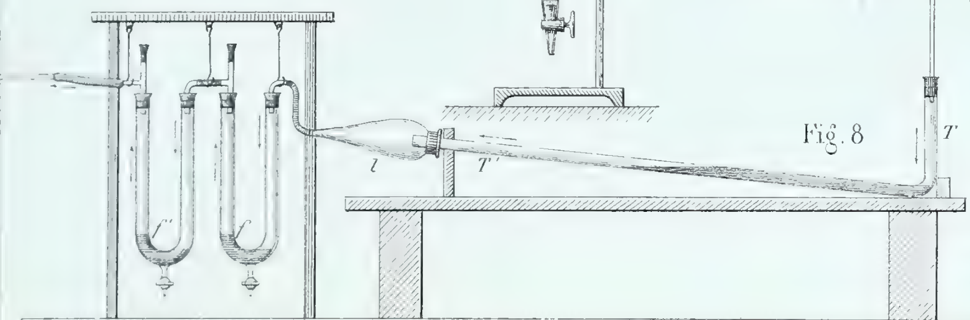


Fig. 7



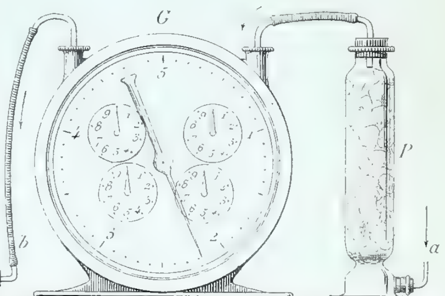
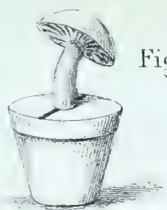


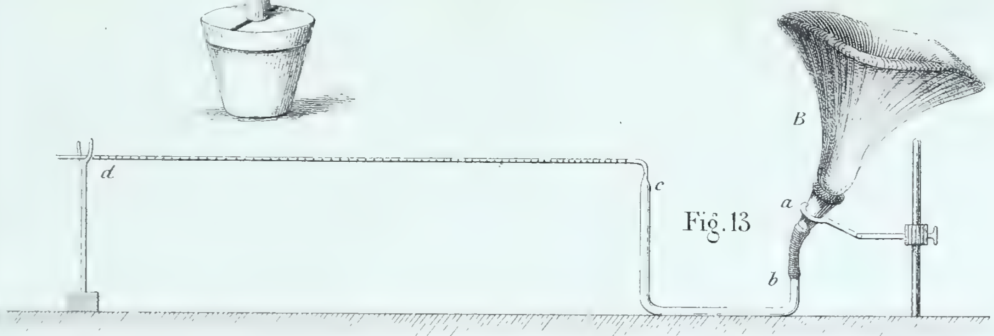
Fig. 8

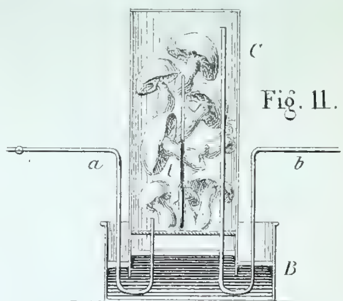
RESPIRATION DES CHAMPIGNONS.

Imp. Becquet Fr.es et Simon Paris

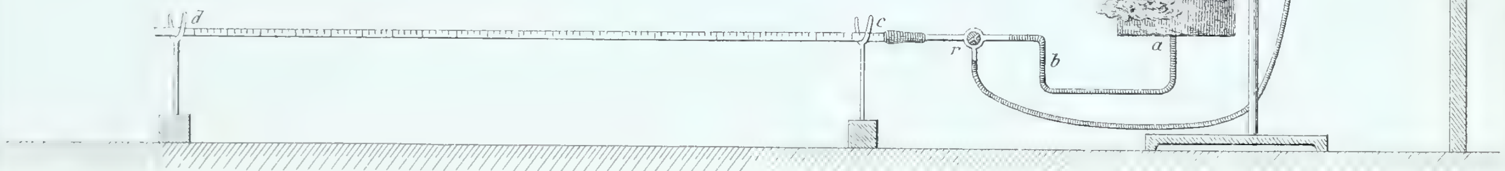












Imp. Becquet Fres et Simon Paris

TRANSPIRATION DES CHAMPIGNONS.



